Vorträge
aus dem Gesamtgebiet der Botanik
herausgegeben von der
Deutschen Botanischen Gesellschaft

Heft 1

Aufgaben und Ergebnisse biologischer Pilzforschung

von

H. Klebahn

Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35
1914

UNIVERSITY
OF
TORONTO
LIBRARY

Bot
Thalloph
K

TORONTO LIBRARY

Vorträge
aus dem Gesamtgebiet der Botanik

herausgegeben von der
Deutschen Botanischen Gesellschaft

Heft 1

Aufgaben und Ergebnisse biologischer Pilzforschung

von

H. Klebahn

184010.
17.9.23.

Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35

Germany

Alle Rechte,
insbesondere das Recht der Übersetzung in fremde Sprachen, vorbehalten

Druck von E. Buchbinder (H. Duske) in Neuruppin.

Es gereicht mir zur besonderen Ehre, einer Aufforderung des Vorstandes der Deutschen Botanischen Gesellschaft Folge leistend, an dieser Stelle aus meinem Arbeitsgebiete einen Vortrag halten zu dürfen, und ich komme der gestellten Aufgabe um so lieber nach, als dieselbe mir die Gewißheit gibt, daß die Ergebnisse der Forschung auf dem Sondergebiete der Mykologie, so sehr sie sich mitunter ins Einzelne und Unbedeutende zu verlieren scheinen, doch in weiteren Kreisen Interesse wecken.

Mehr und mehr entwickelt sich auch in der Mykologie das Studium des lebenden Organismus zum wesentlichen Teil der Forschung. Schon lange dient dabei die Reinkultur als wichtiges Hilfsmittel. Ein noch weit wertvolleres Arbeitsverfahren kann im Bereiche der parasitischen Pilze zur Anwendung kommen, der Infektionsversuch. Seine Bedeutung besteht darin, daß er den Pilz auf seinem natürlichen Substrat, unter Bedingungen, die denen in der freien Natur nach Möglichkeit entsprechen, zur Entwicklung bringt und die Natur gewissermaßen selbst die Antwort auf die ihr vorgelegten Fragen geben läßt. Es sei mir gestattet, einige der Ergebnisse, die mit Hilfe des Infektionsversuchs gewonnen worden sind, in den Mittelpunkt meiner Betrachtungen zu stellen und auf einige Aufgaben hinzuweisen, die noch der Lösung harren. Daß der Infektionsversuch nicht als alleiniges Mittel der Forschung dienen kann, daß die Methoden der mikroskopischeu Technik und, wo es möglich ist, die Reinkultur ihn unterstützen müssen, braucht wohl nicht besonders hervorgehoben zu werden.

Die ersten Versuche, durch Überimpfung von Pilzen Aufschluß über ihre Entwickelung zu bekommen, liegen über ein Jahrhundert zurück. Schon 1781 hat v. Gleichen-Russworm (1) durch Aussaat von Brandsporen mit Getreidekörnern Getreidebrand erzeugt. Im Jahre 1804 wollte C. L. Willdenow seine Vermutung, daß das Aecidium der Berberitze den Rost im Getreide hervorrufe, durch Versuche

im Botanischen Garten zu Berlin beweisen. Etwa ein Jahrzehnt später führten der dänische Schullehrer N. P. SCHOELER und der deutsche Landwirt C. v. BÖNNINGHAUSEN dieselben Versuche mit Erfolg durch, aber ohne daß es ihnen glang, ihre Zeitgenossen zu überzeugen (2).

Unternommen ohne genügend geklärte Vorstellungen vom Wesen der Pilze, konnten diese Versuche zu wissenschaftlichen Ergebnissen nicht führen. Erst durch die Arbeiten der Gebrüder TULASNE (3), denen sich dann DE BARY (4) anschloß, wurden die Grundlagen gewonnen, auf denen sich eine wissenschaftliche Erkenntnis der Entwickelung der Pilze aufbauen konnte. DE BARY ist der eigentliche Begründer und Lehrmeister des Verfahrens, die Beziehungen der parasitischen Pilze zu ihrem Substrat und den Entwickelungsgang derselben auf experimentellem Wege zu erforschen, und seine unter sorgfältiger mikroskopischer Kontrolle nach wohldurchdachtem Plane durchgeführten Infektionsversuche sind noch heute unübertroffen.

Daß eine Reihe hervorragender Zeitgenossen und Schüler DE BARYS in gleichem Sinne gearbeitet oder seine Arbeit weitergeführt hat, mag nur angedeutet sein. Unter den späteren möchte ich aber den englischen Arzt CH. B. PLOWRIGHT (5) namhaft machen als einen Forscher, der mehr als andere und nicht ohne eine gewisse Einseitigkeit den Infektionsversuch zum wesentlichsten Hilfsmittel seiner Arbeit gemacht, und gerade dadurch und durch die konsequente Erforschung eines Spezialgebietes eine der wertvollsten Anregungen gegeben hat.

Die Namen DE BARY und PLOWRIGHT führen uns zugleich hinüber zu den Uredineen, derjenigen Pilzgruppe, in der der Infektionsversuch sozusagen seinen eigentlichen Boden hat, und deren Kenntnis mit Hilfe desselben am meisten ausgebaut worden ist.

Als strenge Parasiten kommen die Uredineen nur auf gesunden Pflanzenteilen zur Entwickelung. Vielleicht ist die lebende Zelle zu ihrer Ernährung notwendig; Reinkultur auf künstlichem Nährboden gelingt nicht. Für den Infektionsversuch sind dies vorteilhafte Faktoren. Die Anwesenheit anderer Pilze im Impfmaterial stört nicht; sollten sie wirklich einmal eine unerwünschte Infektion hervorrufen, so wäre diese leicht als solche zu erkennen.

Nur wenn es sich um die Abgrenzung ähnlicher Rostpilze untereinander handelt, oder wenn Störungen durch allverbreitete Rostpilze zu vermeiden sind, müssen besondere Vorsichtsmaßregeln angewandt werden. Das Wichtigste ist in allen Fällen eine strenge Kritik der

Resultate. Sich darauf zu verlassen, daß alle erforderlichen Vorsichtsmaßregeln getroffen sind, ist immer bedenklich. Die Isolierkulturversuche Erikssons z. B., welche die Existenz eines verborgenen Rostkeims im Getreidekorn zeigen sollten (6), beweisen dies meines Erachtens nicht, sondern nur, daß bei derartigen lange andauernden Versuchen trotz der angewandten Vorsichtsmaßregeln doch Infektionen von außen eintreten können.

Von den Aufgaben und Ergebnissen der Kulturversuche mit Uredineen nimmt die Aufklärung des Wirtswechsels ein hervorragendes Interesse in Anspruch. Mit besonderem Erfolg ist auf diesem Gebiete in letzter Zeit in früher weniger durchforschten Ländern gearbeitet worden, in Nordamerika namentlich von Arthur und neuerdings von Fraser, in Rußland von Tranzschel und Treboux (7). Bemerkenswert ist die Entdeckung Frasers, daß zu den Uredineen der Farne, insbesondere Arten von *Uredinopsis* und *Hyalopsora*, Aecidien auf *Abies balsamea* vom Typus des *Peridermium balsameum* Peck gehören, die anscheinend dem durch seine weißen Sporen ausgezeichneten *Aecidium pseudocolumnare* Kühn entsprechen, so daß dieser Pilz ähnlich den Peridermien der Kiefern eine Sammelart vorstellen dürfte, die in eine Reihe biologisch verschiedener Formen zerfällt.

Ich bin in der Lage, die Angaben Frasers hinsichtlich *Uredinopsis Struthiopteridis* Störmer bestätigen zu können. Durch Infektion mittels überwinterter Farnblattstückchen, in denen Teleutosporen verborgen waren, erhielt ich Aecidien auf *Abies pectinata*. Gleichzeitig konnte ich mittels der in den überwinterten Uredopusteln enthaltenen Sporen erfolgreiche Infektionen von *Struthiopteris germanica* zuwege bringen. Dagegen blieb die Aussaat eines vorzüglichen und ausgezeichnet keimenden Materials von *Hyalopsora Polypodii Dryopteridis* (Moug. et Nestl.) Magn., das ich gleichfalls Herrn Oberlehrer W. Krieger in Königstein a. E. verdanke, bisher ohne Erfolg. Da dieser Pilz nach Fraser gleiche Aecidien bilden soll, so bleibt hier einstweilen eine noch nicht ganz gelöste Frage.

Als eine Überraschung kann man die Auffindung des Wirtswechsels einer unserer verbreitetsten Getreiderostarten, der *Puccinia simplex* (Körn.) Erikss. et Henn. bezeichnen; das Aecidium lebt nach Tranzschel auf *Ornithogalum umbellatum*.

Auch unter den in Deutschland heimischen Uredineen sind noch zahlreiche, deren Lebensgeschichte noch nicht geklärt ist. Es sind

teils die selteneren Arten, die dem experimentierenden Forscher schwerer zugänglich sind, teils solche, die sich bei uns wesentlich oder ganz durch Uredosporen erhalten, und bei denen, vielleicht infolge dieses Umstandes, die Teleutosporenbildung stark oder ganz zurücktritt und also auch die Aecidien zum mindesten sehr selten gebildet werden. Beispiele sind *Thecopsora Vacciniorum* (Link) Karsten, *Pucciniastrum Agrimoniae* (DC.) Tranzschel, *Melampsoridium Carpini* (Nees) Dietel, mehrere der Farnuredineen und andere. Auch die beiden Getreideroste *Puccinia glumarum* (Schmidt) Erikss. u. Henn. und *P. triticina* Erikss. erhalten sich wesentlich durch die Uredosporen. Pilze wie *Pucciniastrum Circaeae* (Schum.) Speg., bei denen die Teleutosporen nur mikroskopisch nachweisbar und die Blätter der Nährpflanze sehr vergänglich sind, bereiten auch technische Schwierigkeiten.

Ein besonders schwieriges Problem stellt die Lebensgeschichte des *Peridermium Pini* (Willd.) Kleb. Da für mehrere der nächst verwandten Formen die Zugehörigkeit zu *Cronartium*-Arten sicher feststeht, so ist auch hier ein solcher Zusammenhang zu erwarten. Es gibt aber in Europa anscheinend kein *Cronartium* mehr, das in Betracht kommen könnte, und auf zahlreichen Wirten anderer Teleutosporen war die Aussaat ohne Erfolg. Der Pilz hat aber großes praktisches Interesse als Erreger des Kienzopfs, und namentlich von forstlicher Seite wird daher die Frage erörtert, ob er nicht direkt durch die Aecidiosporen auf andere Kiefern übergehen könne. Oberförster HAACK berichtet über Versuche, die dies beweisen sollen, auch Dr. LAUBERT hat einen solchen Versuch gemacht (8). Die Infektionen sind aber im Freien ausgeführt und daher nicht streng beweisend. Vor allem aber stände dieser Erfolg mit allen früheren Erfahrungen in Widerspruch. Wir kennen zwar besonders durch DIETEL (9) Aecidien, die sich selbst reproduzieren, aber diesen fehlen von der zweiten Generation an die Spermogonien, und sie verhalten sich auch sonst anders. ERIKSSON (10) hat eine Selbstreproduktion für *Aecidium graveolens* Shuttlew., den Pilz des Berberitzenhexenbesens behauptet, ist aber auf seine Versuche später niemals zurückgekommen. Merkwürdig ist auch, daß die Infektion der Kiefer mittels der Aecidiosporen durch Verwundung befördert werden soll, ein bei den Uredineen bisher gleichfalls unerhörter Fall. Diese Andeutungen mögen hier genügen. Es wird nötig sein, die vorliegenden Angaben durch Laboratoriumsversuche nachzuprüfen.

Tranzschel und Fischer ist die Auffindung neuer Wirtswechselverhältnisse mehreremale auf Grund der zuerst von Dietel geltend gemachten Erfahrung gelungen, daß auf der Aecidiennährpflanze heteröcischer Pilze oder auf nahen Verwandten derselben mitunter Teleutosporen vorkommen, die denen der Teleutosporen des heteröcischen Pilzes sehr ähnlich sind (11). Ein auffälliges Beispiel ist die bekannte *Puccinia fusca* (Relhan) Winter der Anemonen, die den Teleutosporen der *Puccinia Pruni spinosae* Pers., deren Aecidien auf Anemonen leben, fast völlig gleicht (Abb. 1). Für die Melampsoraceen

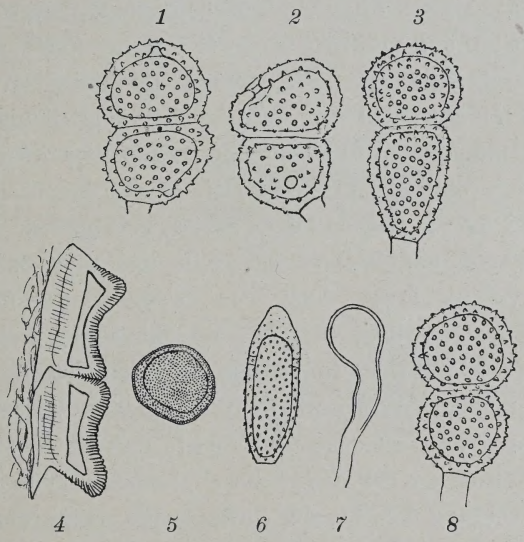


Abb. 1. Übereinstimmung von Mikroformen mit den Teleutosporen heteröcischer Uredineen.

1. *Puccinia fusca* auf *Anemone nemorosa.* 2. *P. Thalictri* auf *Thalictrum flexuosum.* 3. *P. Pulsatillae* auf *Pulsatilla pratensis.* 4.—8. *Puccinia Pruni spinosae:* 4. Peridienzellen, 5. Aecidiospore, auf *Anemone ranunculoides*; 6. Uredospore, 7. Paraphyse, 8. Teleutospore, auf *Prunus domestica.* ($^{618}/_{1}$).

hat sich diese Erfahrung bisher nicht nutzbar machen lassen, und allgemein wird sie nicht anzuwenden sein, da in vielen Fällen die korrespondierenden Formen fehlen. Ich halte es aber für richtig, wenn man die Hypothese daraus ableitet, daß die heteröcischen Uredineen aus autöcischen, die ursprünglich auf der Aecidiennährpflanze lebten, dadurch entstanden sind, daß die Teleutosporengeneration auf einen anderen Wirt übersiedelte.

Ich bin daher auch in meiner Bearbeitung der Uredineen für die „Kryptogamenflora der Provinz Brandenburg“ dem Vor-

gange FISCHERS gefolgt, der für die Systematik die Konsequenz daraus gezogen und in seinen „Uredineen der Schweiz“ (1904) die den Teleutosporen heteröcischer Uredineen gleichenden Mikro- und Leptoformen zum ersten Male in deren nächste Verwandtschaft gestellt hat.

Eine der notwendigsten Voraussetzungen dieses phylogenetischen Gedankens, die Möglichkeit des plötzlichen Übergangs eines Rostpilzes auf neue Nährpflanzen, gewinnt durch einige Ergebnisse neuerer Infektionsversuche interessante Stützen. Erfahrungen dieser Art wurden besonders mit *Cronartium asclepiadeum* (Willd.) Fries gemacht. Dieser Pilz lebt anscheinend streng wirtswechselnd und muß daher auf den Verbreitungsbereich seiner Aecidiennährpflanze, der Kiefer, beschränkt sein. Die Uredo- und Teleutosporenform läßt sich aber auf eine Anzahl aus Südamerika, Südafrika und Ostindien nach Europa eingeführter Pflanzen übertragen, von denen schwerlich anzunehmen ist, daß sie in ihrer Heimat diesen Pilz beherbergen. Ebenso konnte ich zeigen, daß der größere Teil unserer einheimischen *Coleosporium*-Arten auf *Schizanthus elegans* und auf *Tropaeolum minus* überzugehen vermag (12). Auch von *Cronartium ribicola* Dietrich scheint es ja festzustehen, daß das Aecidium die Weymouthskiefer erst nach ihrer Einführung in Europa ergriffen hat.

Ich bin geneigt, die Empfänglichkeit als eine Eigenschaft zu betrachten, die von der chemischen Konstitution des Wirtsprotoplasmas in ihrem Verhältnis zu der des Pilzprotoplasmas abhängig ist. Unter dieser Voraussetzung lehren die vorliegenden Erfahrungen, daß die gleiche Konstitution außer bei den wirklichen Wirten auch bei anderen Pflanzen vorkommen kann. Gelangen solche Pflanzen in den Bereich des Pilzes, oder wird der Pilz in ihr Gebiet eingeschleppt, so können sie zu Wirten werden.

Das Problem der Empfänglichkeit steht auch in engem Zusammenhange mit der Spezialisierung. Auf diese Erscheinung wurde besonders durch ERIKSSONS Arbeiten über die Getreideroste die allgemeine Aufmerksamkeit gelenkt; wir finden aber einschlägige Erfahrungen über andere Rostpilze schon bei früheren Beobachtern und ebenso andere Namen für die spezialisierten Formen, unter denen ich die Bezeichnung als biologische Arten und Rassen und als species sorores hervorheben will (13).

Es ist bekannt, daß es sich um Pilze handelt, die sich nur nach der Wahl ihrer Nährpflanzen, nicht nach morphologischen Merkmalen unterscheiden lassen. Der Nachweis dieser Formen konnte nicht

ohne wesentliche Rückwirkung auf die Systematik bleiben, und sie bereitet derselben gewisse Schwierigkeiten. Zwar die von ERIKSSON nachgewiesenen spezialisierten Formen der Getreideroste und ähnliche Beispiele können einfach als Varietäten oder Rassen unter den Arten registriert werden. Aber die Fälle von Spezialisierung, die im Zusammenhang mit der Klärung neuer Wirtswechselverhältnisse erkannt wurden, sind doch zum Teil sehr geeignet, die Anschauung, daß Arten unbedingt durch morphologische Merkmale verschieden sein müssen, zu erschüttern.

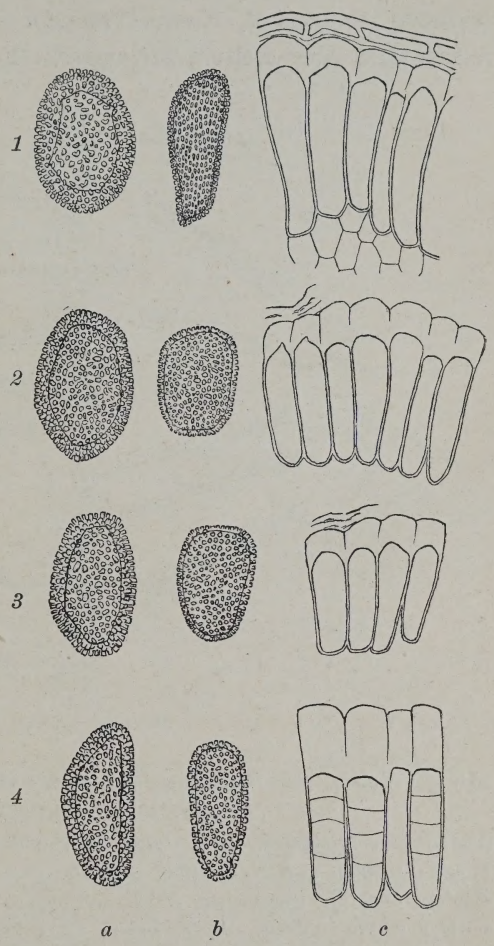


Abb. 2. Biologische Arten bei *Coleosporium*. 1. *C. Pulsatillae*. 2. *C. Melampyri*. 3. *C. Campanulae*. 4. *C. Inulae*. a Aecidiospore, b Uredospore, c Teleutosporen. ($^{618}/_{1}$).

Auf den Nadeln der Kiefern kommen mindestens zehn verschiedene Aecidien vor, die durch einfache mikroskopische Untersuchung nicht unterscheidbar sind (Abb. 2), und die zu ebenso vielen, gleichfalls allein morphologisch, d. h. ohne die Nährpflanzen, nicht oder kaum unterscheidbaren *Coleosporium*-Arten gehören (14). Wer die biologischen Arten nicht anerkennen will, käme in diesem Falle zu der Konsequenz, die in Betracht kommenden zehn *Coleosporium*-Arten als Varietäten einer einzigen Art anzusehen. Das wäre immerhin noch möglich. Aber die Gattung *Melampsora* weist Verhältnisse auf, welche die Zusammenziehung der morphologisch gleichen Formen ausschließen.

Auf der Lärche leben mindestens fünf *Caeoma*-Aecidien, die bis auf eine etwas abweichende Färbung des Sporeninhalts zweier der-

selben nicht unterscheidbar sind. Unter den zugehörigen *Melampsora*-Arten sind einige, die auffällig morphologisch verschieden sind (*M. Larici-Capraearum* Kleb., *M. Larici-Pentandrae* Kleb.), und andere, die ohne die Nährpflanzen nicht zu unterscheiden wären, z. B. *M. Larici-epitea* Kleb. und *M. Larici-Tremulae* Kleb. An mehrere derselben reihen sich aber weitere *Melampsora*-Formen an, die von ihnen nur

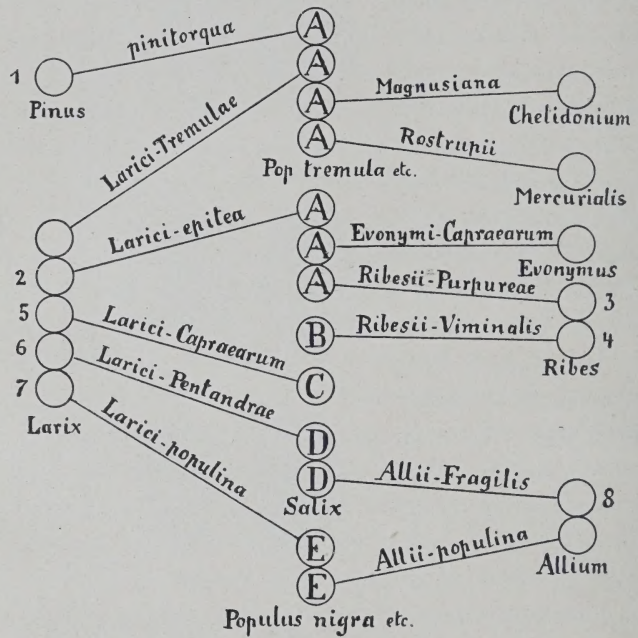


Abb. 3. Schematische Darstellung des Wirtswechsels und der morphologischen Verhältnisse einiger *Melampsora*-Arten.

Die Kreise der mittleren Reihe stellen die Uredo- und Teleutosporengenerationen auf *Populus tremula* und Verwandten, auf *Salix*-Arten und auf *Populus nigra* und Verwandten dar, die Buchstaben A—E bezeichnen die in Abb. 4 und 5 abgebildeten morphologischen Typen. Die Nummern 1—8 entsprechen diesen Abbildungen. Die leeren Kreise bedeuten die auf Coniferen (links) und auf Angiospermen (rechts) lebenden Caeomagenerationen. Sämtliche Caeomasporen (Abb. 4 und 5, a) stimmen bis auf geringe Unterschiede (vgl. Nr. 3) morphologisch überein.

oder fast nur dadurch verschieden sind, daß sie auf andern Nährpflanzen ihre Aecidien bilden, z. B. die auf *Populus tremula* lebenden Formen auf *Pinus silvestris*, *Chelidonium majus* und *Mercurialis perennis*, die auf *Salix aurita* und Verwandten lebenden auf *Ribes*, *Evonymus* usw. (Abb. 3—5). Auch diese Aecidien könnte man ohne die Nährpflanzen zum größeren Teil nicht unterscheiden (15).

Hier würden unglaublich verworrene Verhältnisse eintreten, wollte man nicht die biologische Verschiedenheit als vollwertigen Spezies-Unterschied und somit den Infektionsversuch als berechtigtes Hilfsmittel der Artunterscheidung gelten lassen. Daß in einigen Fällen mit den schärfsten Linsen oder mittels besonderer Methoden, wie z. B. der Variationsstatistik, doch vielleicht feine Unterschiede aufzufinden sind, hebt die Bedeutung des Versuchs nicht auf, da derartige Unterschiede für die praktische Bestimmung wohl kaum verwertbar wären.

Neben den Formen, die sicher morphologische oder rein biologische Arten sind, kommen dann in derselben Gattung noch solche vor, die nur als Formen niedrigeren Ranges, als Varietäten, Rassen oder Anpassungsformen aufgefaßt werden können (16), z. B. die Formen innerhalb der *M. Larici-epitea*.

Diese Betrachtung führt hinüber zu der Frage nach der Entstehung der spezialisierten Formen und der biologischen Arten. MAGNUS

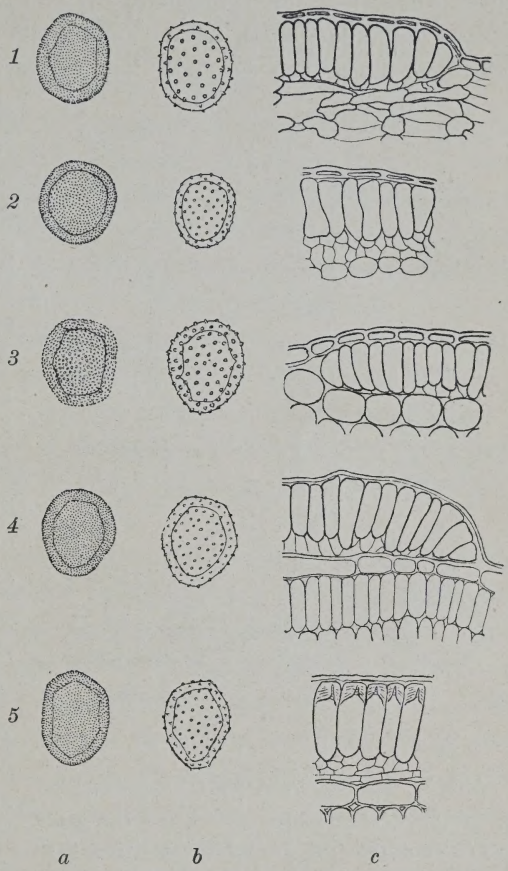


Abb. 4. *Melampsora*-Arten.

1. *M. pinitorqua* auf *Pinus silvestris* und *Populus tremula*. 2. *M. Larici-epitea* auf *Larix europaea* und *Salix viminalis*. 3. *M. Ribesii-Purpureae* auf *Ribes Grossularia* und *Salix purpurea*. 4. *M. Ribesii-Viminalis* auf *Ribes rubrum* und *Salix viminalis*. 5. *M. Larici-Capraearum* auf *Larix europaea* und *Salix Capraea*. 1.—3. erster Typus (A): Uredosporen rund, Teleutosporen unter der Epidermis [3: Caeomasporen mit breiteren Warzen]. 4. zweiter Typus (B): Uredosporen rund, Teleutosporen unter der Kutikula. 5. dritter Typus (C): Uredosporen rund, Teleutosporen unter der Kutikula, oben dickwandig. a Caeomaspore, b Uredospore ($^{618}/_{1}$); c Teleutosporengruppe ($^{265}/_{1}$).

hat den Ausdruck Gewohnheitsrassen (17) geprägt für solche Formen, von denen anzunehmen ist, daß sie durch Angewöhnung oder Anpassung an bestimmte Wirte, durch Abgewöhnung von andern entstanden sind, und es kann kaum zweifelhaft sein, daß damit der Weg angegeben ist, auf dem wenigstens ein Teil der spezialisierten Formen seinen Ursprung genommen hat. Wenn derselbe Pilz, in verschiedenen Gegenden gesammelt, bei den Infektionsversuchen kleine Unterschiede im Kreise seiner Wirte aufweist, oder wenn zwei Pilze, wie die Formen *Puccinia Pringsheimiana* Kleb. und *P. Ribis nigri acutae* Kleb. sich dadurch unterscheiden, daß der eine die eine Nährpflanze *(Ribes Grossularia)* sehr reichlich, die andere *(Ribes nigrum)* fast gar nicht infiziert und der andere Pilz sich genau umgekehrt verhält (18), so sind das Beobachtungen, die durch diese Auffassung vielleicht die beste Erklärung finden. Meine nach 15jähriger Dauer leider durch einen unglücklichen Zufall unterbrochenen Versuche, *Puccinia Smilacearum Digraphidis* Kleb. an *Polygonatum multiflorum* an- und von den übrigen Aecidienwirten abzugewöhnen, haben auch direkt gezeigt, daß eine Beeinflussung des Infektionsvermögens durch Beschränkung auf einen einzigen Wirt wohl möglich ist; andererseits aber ließen doch die Versuche auch wieder das zähe Festhalten des Pilzes an den einmal vorhandenen Eigenschaften erkennen (19). Ich bin daher der Meinung, daß die Gewöhnung nicht

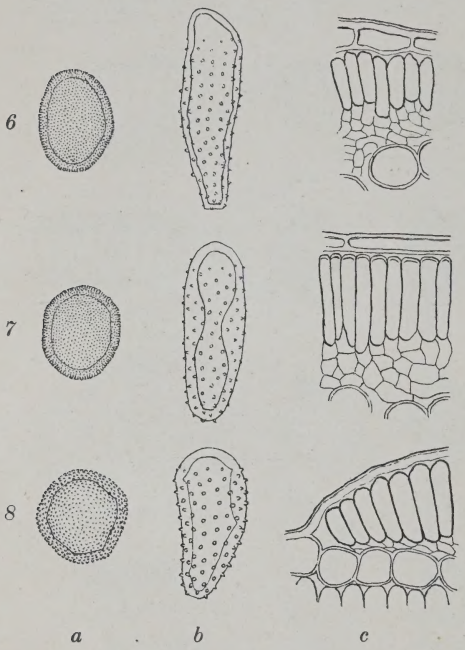


Abb. 5. *Melampsora*-Arten (Fortsetzung).
6. *M. Larici-Pentandrae* auf *Larix europaea* und *Salix pentandra*. 7. *M. Larici-populina* auf *Larix europaea* und *Populus canadensis*. 8. *M. Allii-Fragilis* auf *Allium vineale* und *Salix fragilis*. 6.—7. vierter Typus (D): Uredosporen länglich, oben glatt, Teleutosporen unter der Epidermis. 8. fünfter Typus (E): Uredosporen länglich, oben glatt, Teleutosporen unter der Kutikula. a Caeomaspore, b Uredospore ($^{618}/_{1}$); c Teleutosporengruppe ($^{265}/_{1}$).

ausreicht, um alle vorliegenden Erscheinungen zu erklären. Manche Fälle von Spezialisierung müssen wohl auf Veränderungen des inneren Wesens entweder des Pilzes oder der Nährpflanzen zurückzuführen sein, die wir Mutationen nennen können, ohne durch dieses Wort über ihre letzten Ursachen genaueres zu wissen.

Diese Auffassung entspricht auch wohl den Anschauungen von Ed. Fischer, der sich kürzlich für die Unterscheidung zweier Typen von spezialisierten Formen ausgesprochen hat (20). Der eine Typus umfaßt die Fälle mit unscharfer oder nach dem Standort wechselnder Spezialisierung, der andere die Fälle mit scharfer, den verwandtschaftlichen Verhältnissen der Wirte parallel gehender und oft durch kleine morphologische Unterschiede verstärkter Trennung der Formen. Der erste enthält die Gewohnheitsrassen, der zweite läßt sich den petites espèces oder den elementaren Arten der höheren Pflanzen vergleichen. Welcher Typus in einem Einzelfalle vorliegt, dürfte indessen, wie auch Fischer zugibt, nicht immer leicht zu entscheiden sein.

Ein kausaler Zusammenhang zwischen der natürlichen Verwandtschaft der Nährpflanzen und der Spezialisierung der Pilze ließe sich nur in der Weise denken, daß die Mutationen der Nährpflanzen auch Mutationen der sie bewohnenden Pilze induziert hätten. Im übrigen hängt das Parallelgehen der Spezialisierung mit der Verwandtschaft der Wirte wohl damit zusammen, daß die chemischen Faktoren, welche das Eindringen des Parasiten fördern oder hemmen, innerhalb engerer Verwandtschaftskreise einander in der Regel ähnlich sein werden. Daß es von dieser Regel merkwürdige Ausnahmen geben kann, zeigen gewisse Fälle auffällig verschiedenen Verhaltens desselben Pilzes gegen nahe Verwandte, z. B. der Formen des *Coleosporium Campanulae* (Pers.) Lév. gegen die *Campanula*-Arten (21). Dieses erscheint um so merkwürdiger, wenn es, wie im vorliegenden Falle und auch in dem des bereits früher erwähnten *Cronartium asclepiadeum*, mit Pleophagie gegenüber anderen Pflanzen verknüpft ist.

In dem großen Bereiche der übrigen Pilze ist der Infektionsversuch bisher nicht in so umfassender Weise zur Anwendung gekommen, wie bei den Rostpilzen. Sie bieten daher noch weit mehr ungelöste Aufgaben, und deren Zahl und Mannigfaltigkeit wird durch die Verschiedenheit der Pilzgruppen erhöht.

Ein großer Teil der vorliegenden Versuche ist durch die Erforschung der Pflanzenkrankheiten veranlaßt. In diesem Sinne in-

teressiert namentlich die Frage nach dem Grade des Parasitismus der einzelnen Pilze.

Die Uredineen sind Parasiten im strengsten Sinne, sowohl hinsichtlich des parasitischen Angriffs wie der Ernährung aus dem lebenden Gewebe. Mittels der Sporidien infizieren sie meist nur junge Pflanzenteile. Davon abgesehen sind die angepaßten Nährpflanzen stets empfänglich, und es liegen keine Beobachtungen vor, die für eine höhere Empfänglichkeit kränklicher Pflanzen sprechen.

Bei den übrigen Pilzen gibt es vielerlei Abstufungen vom echten Parasitismus durch die fakultativen Parasiten bis zum reinen Saprophytismus. Hier kommen Fälle vor, wo der parasitäre Angriff von individuellen Zuständen der Nährpflanze, die man Disposition nennen kann, abhängig ist. Es ist bekannt, daß viele der Pilze, welche Holzpflanzen bewohnen, nur durch Wunden oder abgestorbene Teile einzudringen vermögen. Ob sie sich dann weiter entwickeln, hängt nach MÜNCH (22) oft von dem Luft- und Feuchtigkeitsgehalte des Holzes ab.

Es scheint aber auch unter den Schädlingen grüner Pflanzenteile solche zu geben, die in ihrem Eindringen von voraufgehenden Störungen der Lebensenergie ihrer Wirte abhängig sind. Sie treten, wenn derartige Vorbedingungen gegeben sind, als Krankheitserreger auf, infizieren aber nicht, wenn ihre Sporen auf völlig gesunde Pflanzenteile gelangen.

Als ein Beispiel aus meinen eigenen Beobachtungen nenne ich *Heterosporium Syringae* (23). Das Mycel fand sich bei einer Blattfleckenkrankheit des Flieders im Gewebe junger Flecken wie ein Parasit; auf den älteren Flecken brachen Konidienträger hervor. Aussaat der Konidien auf gesunde Blätter blieb aber völlig ohne Wirkung. Die vorbereitende Ursache war nicht ersichtlich.

Für die künstliche Herstellung geschwächter Zustände, durch welche die Pflanze dem Angriffe derartiger Pilze zugänglich wird, gibt es noch keine erprobten Methoden. Leicht fallen die Eingriffe zu plump aus, töten den Pflanzenteil und verfehlen damit ihren Zweck. Das ist wohl einer der Gründe, weshalb das ganze Gebiet noch wenig angebaut ist.

Um die Mannigfaltigkeit im Verhalten derjenigen Pilze zu zeigen, die in ihrem Angriff von Zuständen der Nährpflanzen abhängig sind, sei noch auf das Verhalten des *Verticillium Dahliae* Kleb. verwiesen, eines Pilzes, der bei der Welkekrankheit einer Dahlien-Sorte gefunden

wurde (24). Auf eine noch nicht geklärte Weise gelangt das Mycel in die Gefäße. In diesen breitet es sich aus, ohne in die benachbarten Zellen einzudringen. Erst später kommt ein Zeitpunkt, wo wahrscheinlich infolge der durch den Pilz gehemmten Wasserzufuhr, vielleicht auch durch eine von dem Mycel ausgehende Giftwirkung die Lebenstätigkeit der Zellen gestört wird. Jetzt wird die Resistenz der angrenzenden lebenden Zellen überwunden, der Pilz durchwuchert das Mesophyll und bildet Konidienträger auf der Epidermis. Die Konidien keimen leicht, infizieren aber gesundes Laub nicht.

Wenn also die Sporen eines Pilzes bei der Infektion versagen, so darf man daraus nicht gleich schließen, daß derselbe kein Parasit ist. Die Askosporen des *Sclerotium bulborum* Wakker z. B. infizieren die Nährpflanze, die Hyazinthe, anscheinend nicht; von dem Mycel aber, das aus den im Boden befindlichen Sklerotien hervorgeht, werden die Zwiebeln leicht ergriffen (25). Mit den Konidien von *Ovularia necans* (Pass.) Sacc. machte ich wiederholt vergebliche Versuche, an Mispeln oder Quitten die Narben, die Blüten oder junge Laubtriebe zu infizieren. Daß in diesen Fällen eine besondere Disposition erforderlich ist, glaube ich nicht; wir kennen nur den Weg nicht, auf dem die Sporen infizieren.

Wirtswechsel ist außer bei den Uredineen nur bei einer *Sclerotinia*-Art sicher bekannt geworden (26). Fälle wie der eben erwähnte der *Ovularia necans* könnten vielleicht durch Wirtswechsel ihre Lösung finden. Es liegen aber nach dieser Hinsicht keinerlei Andeutungen vor, und noch weniger hat man bisher Gründe für die Annahme, daß etwa *Fungi imperfecti*, die sich auf lebenden Blättern entwickeln, zum Zwecke der Askosporenbildung auf andere Wirte übersiedeln.

Hinsichtlich der Spezialisierung ist eine größere Zahl von Pilzgruppen geprüft worden. Ganz ähnliche Verhältnisse wie bei den Rostpilzen wurden namentlich bei den *Erysiphaceen* gefunden, über die eingehende Untersuchungen vorliegen von Neger, Steiner, Marchal und besonders von Salmon und von Reed. Ferner ist bei *Claviceps* durch Stäger und bei *Synchytrium* durch Lüdi Spezialisierung nachgewiesen worden, und einige Andeutungen über Spezialisierung bei Exoasceen macht Giesenhagen. Weniger ausgeprägt scheint nach Eberhardt die Spezialisierung bei *Cystopus* zu sein, und *Protomyces macrosporus* ist nach Popta ausgeprägt plurivor. Damit dürften die vorhandenen Untersuchungen aber im wesentlichen erschöpft sein (27).

Auch ich selbst habe bisher nur wenig Gelegenheit gehabt, der Frage der Spezialisierung bei anderen Pilzen näher zu treten. Erscheinungen, die denen bei den Rostpilzen sehr ähnlich sind, konnte ich bei *Gloeosporium Ribis* (Lib.) Mont. et Desm. feststellen. Mir lagen drei Formen vor, auf *Ribes rubrum*, *R. nigrum* und *R. Grossularia*. Jede dieser Formen infiziert ihre Nährpflanze stark, zum Teil auch einige andere Arten, die Nährpflanzen der andern beiden Formen aber gar nicht oder nur schwach. Die Form auf *R. Grossularia* unterscheidet sich noch dadurch, daß sie, wie es scheint, keine Askosporen bildet. *Ribes alpinum*, die Nährpflanze einer vierten, von LAUBERT (28) als Art angesehenen Form, wird von keinem der drei Pilze infiziert.

Die übrigen Pilze, die ich infolge pathologischer Arbeiten kultiviert habe, gaben zu Beobachtungen über Spezialisierung keine Veranlassung oder zeigten sogar eher das Gegenteil, eine gewisse Pleophagie. Der Pilz einer Fliederkrankheit, *Phytophthora Syringae* Kleb., und die beiden alten Formen *Ph. Fagi* Hartig und *Ph. Cactorum* Lebert und Cohn, in die HIMMELBAUR im Anschluß an meine Arbeiten DE BARYS *Ph. omnivora* wieder zerlegt hat, sind morphologisch verschieden, was für die beiden letztgenannten allerdings fast nur durch die Reinkultur nachweisbar ist (29). Aber sie sind plurivor und, wenn auch etwas, so doch keineswegs streng und scharf durch den Kreis der Nährpflanzen, auf denen sie sich kultivieren lassen, verschieden. Dies hängt wohl zum Teil mit dem Vermögen dieser Pilze zusammen, sich saprophytisch zu ernähren. Sie greifen zwar gewisse Pflanzen als Parasiten an, können aber auch durch Wunden eindringen und leben, nachdem sie Boden gefaßt und die Gewebe getötet haben, in diesen saprophytisch.

Die Pilze des Selleries, *Septoria Apii* (Briosi et Cav.) Rostr. und *Phoma apiicola* Kleb., habe ich in ihrem Verhalten gegen einige andere Umbelliferen geprüft. Dabei ergab sich, daß die *Septoria* ein wenig auf *Anethum graveolens* und *Daucus Carota*, die *Phoma* auf *Petroselinum sativum* übergeht (30). Das ist also auch eine, wenngleich nur schwach entwickelte Pleophagie. Diese Erfahrung drängt aber zu einigen Überlegungen. Die Zahl der als Arten beschriebenen niedrigsten Pilzformen, z. B. in den Gattungen *Septoria*, *Phyllosticta*, *Phoma*, *Cercospora* usw., ist außerordentlich groß, die Unterschiede sind oft sehr gering oder sie fehlen ganz, die Unterscheidung ist vielfach nur nach den Nährpflanzen erfolgt. Viele werden sicher

auch wirklich verschieden sein. Wenn man aber einmal jede Art einzeln auf ihr Infektionsvermögen gegen die Nährpflanzen aller andern Arten prüfen könnte, würden sich vielleicht manche Arten als übereinstimmend erweisen. Es sei hier wieder an die Erfahrungen über *Cronartium asclepiadeum* erinnert. Diese Aufgabe ist nun freilich praktisch kaum ausführbar. Aber das eine darf wohl gesagt werden, daß es heute nicht mehr als wissenschaftliche Arbeit angesehen werden kann, wenn auf neuen Nährpflanzen aufgefundene Formen einfach mit Diagnose versehen als neue Arten proklamiert werden.

Eine besonders wichtige Aufgabe der biologischen Pilzforschung ist die Aufklärung der Zusammenhänge, welche, namentlich im Bereiche der Askomyceten, zwischen den höheren und den niederen Fruchtformen bestehen.

In dem Hauptwerke der Gebrüder TULASNE, der Selecta fungorum carpologia, finden wir die ersten Versuche, mit den Askosporenformen die ihnen voraufgehenden Konidienformen in Zusammenhang zu bringen. Exakte entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen beginnen auch hier besonders mit DE BARY, dem sich eine Anzahl gleichzeitiger und späterer Forscher anschließt. So ist für eine Reihe wichtiger Einzelbeispiele oder auch ganzer Gruppen die Entwickelung und damit der Zusammenhang der Fruchtformen festgelegt, genannt seien *Polystigma*, *Claviceps*, *Nectria*, *Sclerotinia*, die *Aspergillaceen*, *Erysiphaceen* (31) usw.

Während DE BARY noch wesentlich das Verfahren der zusammenhängenden Beobachtung anwandte, legte später BREFELD (32) das Hauptgewicht auf die Reinkultur. Er säte die Askosporen einer großen Zahl von Askomyceten in sterile Nährlösungen aus und stellte fest, ob und was für Konidien sich daraus entwickelten. In einer Anzahl von Fällen gelangte er dazu, bestimmte, in der Natur beobachtete Formen von Fungis imperfectis und Askomyceten miteinander in Verbindung zu bringen. So fand er unter andern bereits den Zusammenhang zwischen *Venturia* und *Fusicladium*, den ADERHOLD später eingehender begründet hat (33).

Überblickt man aber die Gesamtheit der geleisteten Arbeit, so muß doch festgestellt werden, daß die vorliegende Aufgabe nur zum kleinen Teil gelöst ist. Die Feststellung der Namen der gefundenen Konidienformen ist nur eine gelegentliche; der Versuch, die Fungi imperfecti den höheren Fruchtformen zuzuteilen, ist im allgemeinen

nicht gemacht. Die später erschienenen Kompendien der Fungi imperfecti haben aus der Arbeit BREFELDS wenig Nutzen gezogen.

Die Ursachen sind verschiedener Art. Die Reinkultur ist ohne Zweifel ein wertvolles Hilfsmittel der Forschung; ich werde selbst ihre Bedeutung noch weiter zu würdigen haben. Aber sie führt doch nicht immer zu dem gewünschten Ziele. Sie versetzt den Pilz in Bedingungen, die den natürlichen wenig entsprechen, und liefert daher oft künstliche Vegetationen, die sich in der Natur nicht in gleicher Weise vorfinden und die Identifizierung mit den natürlichen Konidienzuständen nicht ohne weiteres zulassen. Dies gilt namentlich für die parasitischen Pilze, die obendrein in der Reinkultur oft nur mangelhaft oder auch gar nicht wachsen. Gerade diese sind auch von BREFELD verhältnismäßig weniger bearbeitet worden.

Ferner scheinen die Ergebnisse zum Teil unter sich widersprechend zu sein. So findet BREFELD z. B. als Konidienformen von *Leptosphaeria*-Arten *Phyllosticta*, *Camarosporium* und *Cercospora*, drei auffallend verschiedene Imperfekten-Gattungen (34). Wenn diese Beobachtungen richtig sind, so sprechen sie nicht für das Vorhandensein von viel Regelmäßigkeit, die man doch in den Zusammenhängen erwarten möchte.

Wenn man über die in der Natur vorkommenden niederen Pilzformen durch Kulturversuche Aufschluß haben will, so muß man sie unter Bedingungen kultivieren, die den in der Natur vorhandenen möglichst ähnlich sind. Dies ist für die parasitischen Pilze durch den Infektions- und Kulturversuch auf der lebenden Pflanze möglich, und deshalb muß auch für die parasitischen Askomyceten, wie überhaupt allgemein für alle parasitischen Pilze der Infektionsversuch zum hauptsächlichsten Hilfsmittel der Erforschung ihrer Entwickelungsverhältnisse gemacht werden, wie er es für die Uredineen schon lange ist.

Ich habe schon vor einer Reihe von Jahren angefangen, die bei den Kulturversuchen mit Uredineen gewonnenen Erfahrungen für die Erforschung der Wechselbeziehungen zwischen Askomyceten und Fungis imperfectis nutzbar zu machen (35). Aber während bei den Uredineen der Infektionsversuch der einzige Weg ist, Zusammenhänge zu ergründen, weil es nicht gelingt, Uredineen auf künstlichem Substrat zu kultivieren, kann man bei den parasitischen Askomyceten in der Regel die Reinkultur zu Hilfe nehmen, weil diese Pilze meistens, wenn auch nicht ausnahmslos, auf künstlichem Nährboden wachsen. In manchen Fällen aber wird die gleichzeitige Reinkultur zur Not-

wendigkeit, nämlich dann, wenn dem Infektionsversuch, wie es nicht selten vorkommt, infolge technischer Schwierigkeiten eine gewisse Unsicherheit anhaftet, die sich auch durch sorgfältige Arbeit nicht ganz überwinden läßt.

Um dies an einem Beispiel zu zeigen, wähle ich den Zusammenhang zwischen *Pseudopeziza Ribis* Kleb. und *Gloeosporium Ribis* (Lib.) Mont. et Desm., dessen sichere Feststellung ziemlich viel Schwierigkeiten bereitete (Abb. 6—7). Auf den überwinterten Johannisbeerblättern sind

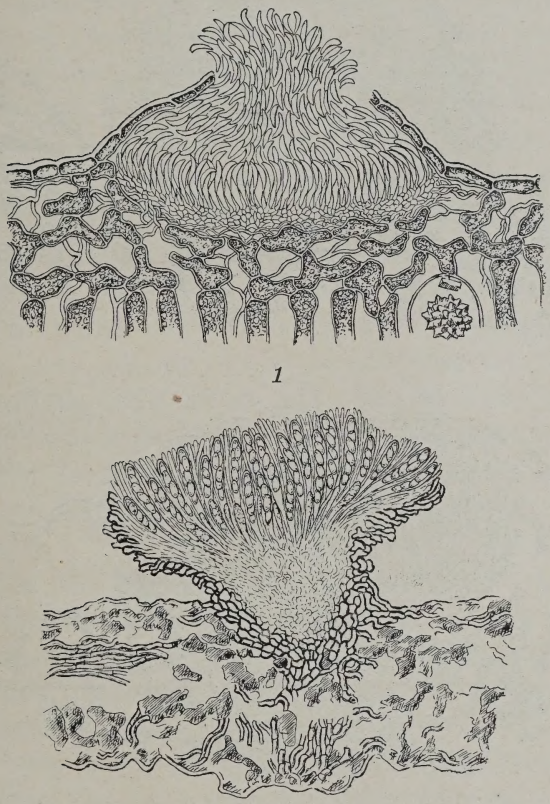


Abb. 6. *Pseudopeziza Ribis* f. sp. *rubri*.
1. Sommer-Konidienlager, *Gloeosporium Ribis*, auf *Ribes rubrum* ($^{210}/_{1}$). 2. Apothecium auf dem überwinterten Blatt ($^{210}/_{1}$).

nicht weniger als drei Pilzformen nebeneinander vorhanden, erstens die winzigen Apothecien der *Pseudopeziza*, zweitens Konidienlager des *Gloeosporium*, die äußerlich den Apothecien sehr ähnlich sehen, und drittens noch eine *Pleospora*. Infektionsversuche können also nur so ausgeführt

werden, daß man für jede Impfung ein einzelnes frei präpariertes Apothecium verwendet, nachdem man es zuvor unter Deckglas zerdrückt und mikroskopisch untersucht hat. Wenn dann eine genügend große Zahl von Einzelimpfungen zur Entstehung von *Gloeosporium*-Lagern führt, ist zwar der Zusammenhang sehr wahrscheinlich ge-

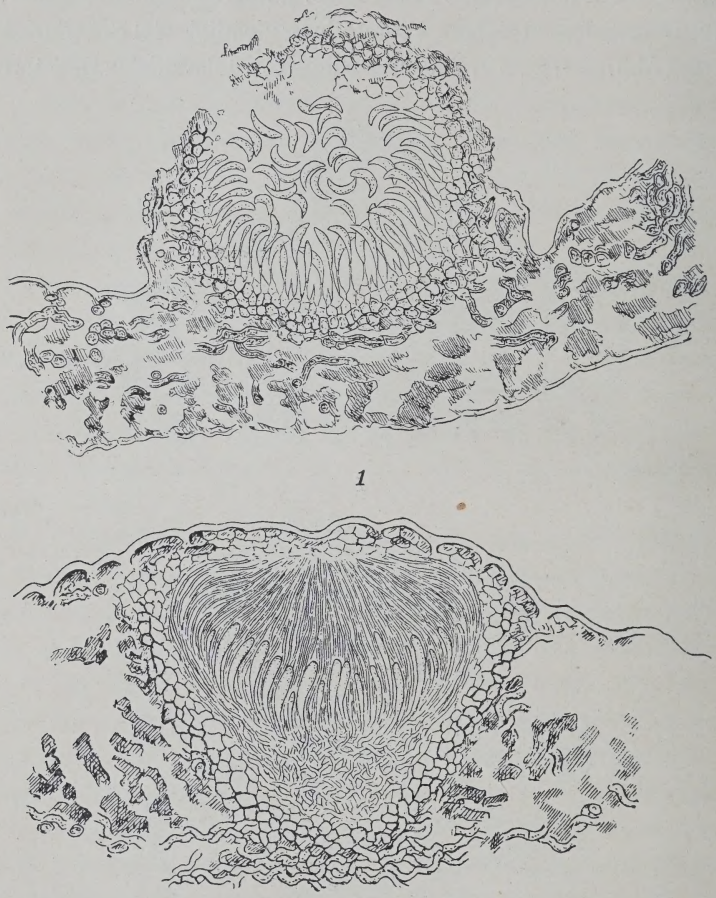


Abb. 7. *Pseudopeziza Ribis* f. sp. *nigri*.
1. Winter-Konidienlager auf dem überwinterten Blatt ($^{260}/_{1}$). 2. Junges Apothecium ($^{248}/_{1}$).

macht, aber im Einzelfalle ist man nicht sicher, ob nicht eine verschleppte Konidie, die bei der mikroskopischen Untersuchung übersehen wurde, die Ursache des Infektionserfolges war (36).

Hier bringt die Reinkultur die nötige Sicherheit. Man sucht sowohl aus Askosporen wie aus Konidien Reinkulturen zu erhalten

und zeigt deren Übereinstimmung (Abb. 12, 4 und 5). Wenn in der Reinkultur Konidien entstehen, müssen diese den in der Natur vorkommenden gleichen. Mit den aus Askosporen gezogenen Konidien kann man Infektionsversuche auf der lebenden Pflanze machen. Endlich kann versucht werden, in konidiogenen Reinkulturen Askosporenfrüchte zu erziehen.

Bei der Herstellung der Reinkulturen ist es das wichtigste Erfordernis, daß man imstande ist, die erhaltenen Mycelien mit Sicherheit auf die ausgesäten Sporen zurückzuführen. Dies gelingt nach den gewöhnlichen Methoden nur, wenn man reines und reichliches Aussaatmaterial hat. Insbesondere gestattet das KOCHsche Plattenverfahren, das zur Isolierung von Bakterien vorzüglich ist, für Pilze nur eine beschränkte Anwendung, weil man spärliche und kleine Sporen nicht wiederfindet. Ich bediene mich daher meistens einer besonderen Form von feuchten Kammern, in denen ein unter dem Deckglas ausgebreiteter Agartropfen durch Stiche mittels eines Platindrahtes aus einem Wassertropfen, in welchem die Sporen verteilt sind, geimpft wird. Dieses Verfahren ermöglicht eine zusammenhängende Beobachtung des aus der Spore hervorwachsenden Mycels, eine ständige Kontrolle der Reinheit und auch die Entnahme einzelner Teile zur Herstellung neuer Kulturen. Besonders wertvoll ist es, daß es bei diesem Verfahren oft möglich ist, die Entstehung der Konidien aus den Askosporen unmittelbar unter dem Mikroskop zu verfolgen (Abb. 8).

Unreines oder spärliches Impfmaterial kann auch bei diesem Verfahren erhebliche Schwierigkeiten bereiten. Dann helfen nur Ausdauer und häufige Wiederholung der Versuche. Ein allgemeines und bequemes Verfahren gibt es nicht; man muß die Arbeitsmethode jedem Einzelfall anpassen.

Zum Glück liegen nicht alle Fälle so schwierig. Bei *Mycosphaerella Ulmi* Kleb. sind zwar die Perithecien sehr klein und dem Gewebe so fest eingewachsen, daß es kaum möglich ist, sie frei zu präparieren und einzeln zur Infektion zu verwenden. Aber sie werden in großer Menge dicht beisammen gebildet und schleudern die Sporen rein und in reichlicher Menge aus. Man kann impfen, indem man das angefeuchtete perithecientragende Material über der Versuchspflanze ausbreitet. Hat man während des Versuchs einige Deckgläschen auf die Blätter der Versuchspflanze gelegt, so kann man auf diesen die Reinheit der Sporen mikroskopisch kontrollieren, und

später sieht man, wie die durch die Deckgläser geschützten Stellen sich deutlich von den infizierten Teilen der Blätter abheben (37). Die Perithecien der *Gnomonia*-Arten lösen sich gewöhnlich ziemlich leicht und sauber aus dem Gewebe und lassen sich verhältnismäßig bequem einzeln oder in größerer Zahl verarbeiten. Bei *Gnomonia padicola* und auch bei anderen Arten werden im feuchten Raum die

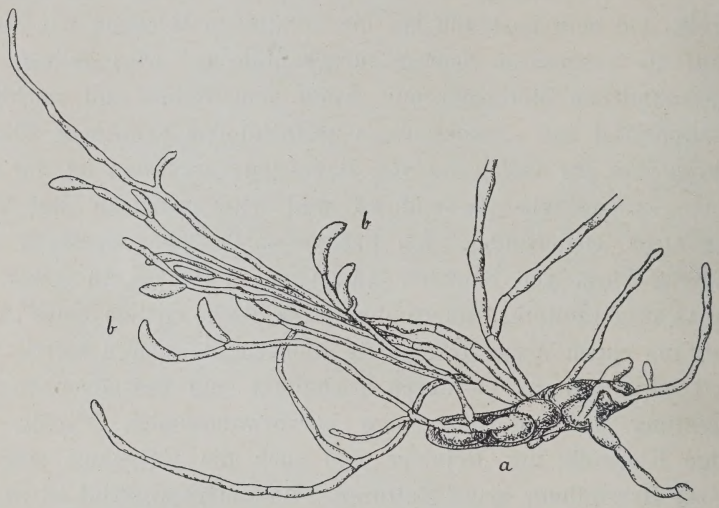


Abb. 8. *Pseudopeziza Ribis.*
An den Keimschläuchen, die aus den noch im Askus (a) enthaltenen Sporen hervorgehen, entstehen unmittelbar die sichelförmigen Konidien des *Gloeosporium Ribis* ($^{350}/_{1}$).

Sporen in kleinen Tröpfchen an der Spitze der Perithecienschnäbel ausgeschieden und ergeben oft ohne weiteres ein sowohl für Infektionen wie für Reinkulturen genügend reines Ausgangsmaterial (38).

Im allgemeinen verursachen sowohl die Vorbereitung des Materials wie die Ausführung der Infektionen bei Versuchen mit Askomyceten erheblich mehr Mühe als bei solchen mit Uredineen. Dazu kommt, daß stets versucht werden muß, Reinkulturen herzustellen, sowohl von Askosporen wie von Konidien aus. Endlich erfordert auf diesem noch wenig genau durchforschten Gebiete die erschöpfende Bearbeitung jedes einzelnen Falles außer einer gründlichen morphologischen Untersuchung, bei der das Mikrotomverfahren unentbehrlich ist, in der Regel noch die Durchsicht der oft schwer zugänglichen älteren Literatur und die Vergleichung der oft kaum noch erhältlichen Originalexsikkaten.

Es leuchtet ein, daß bei dieser umständlichen und oft recht mühsamen Arbeitsmethode die Zahl der Resultate, zu denen ein einzelner, auf sich allein angewiesener Forscher kommen kann, nicht allzugroß ist, und so vermag ich nur über eine kleine Zahl von Einzelergebnissen zu berichten, die zusammen mit den Beobachtungen, die von anderer Seite vorliegen, nicht viel mehr als einen Anfang auf diesem Gebiete der Forschung bedeuten. Ich bin aber der Meinung, daß nur durch eine erschöpfende gründliche Durcharbeitung der Einzelfälle ein wirklicher Fortschritt gewonnen werden kann.

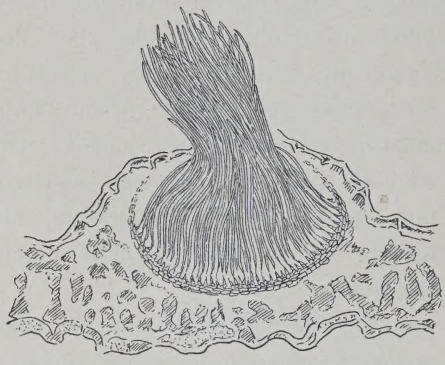
Eine erste Reihe von Beobachtungen betrifft die Sphaeriaceen-Gattung *Mycosphaerella*. Zu dieser Gattung rechnet man winzige, dem Nährsubstrat eingesenkte und eingewachsene Perithecien, die cylindrisch-keulenförmige Asci mit mehr oder weniger spindelförmigen, farblosen, zweizelligen Sporen enthalten.

Schon Fuckel (39) hat mit mehreren Arten der Gattung *Mycosphaerella*, die damals *Sphaerella* genannt wurde, neben anderen Konidienformen Konidienfrüchte aus der Gattung *Septoria* in Zusammenhang gebracht, und er erklärt *Septoria* für die Spermogonienform von *Sphaerella*, ohne allerdings andere Gründe dafür anzugeben, als das im Frühjahr beobachtete Auftreten der Perithecien auf Blättern, die im voraufgehenden Sommer mit *Septoria* behaftet gewesen waren.

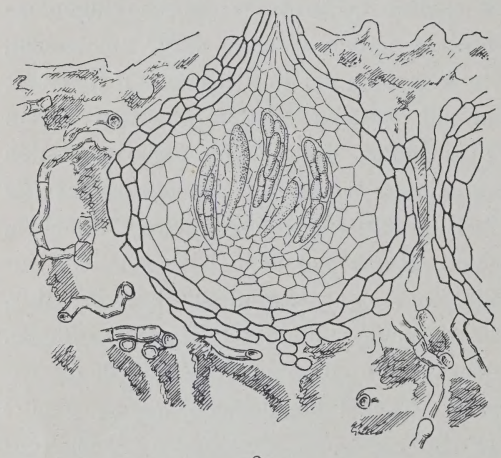
Erst Brefeld (40) hat in einem Falle einen experimentellen Beweis gebracht, indem es ihm gelang, aus Sporen von *Mycosphaerella Populi* (Auersw.) Schroeter in Reinkultur Konidienlager zu erziehen, die denen einer *Septoria* glichen. Meine Versuche beweisen den Zusammenhang für mehrere Fälle, und zwar sowohl durch Reinkultur, wie insbesondere durch den Infektionsversuch auf der lebenden Pflanze. Zu *Septoria piricola* Desm., dem bekannten Blattfleckenpilz des Birnbaums, der auch als *S. nigerrima* Fuckel beschrieben wurde, gehört die als *Mycosphaerella sentina* (Fuck.) Schroeter bezeichnete Askosporenform (41). Ferner steht *Septoria aesculicola* (Fries.) Fuckel, ein Blattfleckenpilz der Roßkastanie, mit *Mycosphaerella Hippocastani* Jaap, einer Form, die bisher der Sammelart *Mycosphaerella maculiformis* (Pers.) Schroeter zugerechnet wurde, in Zusammenhang (Abb. 9). Diese *Septoria*, zuerst von Fries (42) als *Depazea* beschrieben, ist, wie sich gleichzeitig ergeben hat, später noch dreimal als neue Art aufgestellt worden, als *Ascochyta Aesculi* Libert (1831), als *Septoria Hippocastani* Berkeley u. Broome (1850) und als *S. aesculina* von Thümen (1879), so daß die Zahl der mangelhaft beschriebenen Arten

in diesem Falle eine erfreuliche Verminderung erfährt. Endlich gehört zu *Septoria Ribis* (Lib.) Desm. der als *Mycosphaerella Ribis* (Fuck.) beschriebene Pilz.

Die erwähnten Konidienformen sind typische Septorien. Sie haben lange fadenförmige, oft mehr oder weniger sichelförmig gekrümmte Konidien, die, wie der Name *Septoria* andeutet, durch eine Anzahl Querwände geteilt sind; die Konidien entstehen innerhalb eines krugförmigen, von einer mehr oder weniger deutlich pseudoparenchymatischen Wand umgebenen Gehäuses. Meine Versuche haben aber auch den Zusammenhang einer *Mycosphaerella*, nämlich der *M. Ulmi* Kleb., mit einer *Phleospora*, der *Phl. Ulmi* (Fries.) Wallr., ergeben (43). Die Imperfektengattung *Phleospora* ist durch das Fehlen des Gehäuses und die Ausbreitung der konidienbildenden Schicht zu einem flachen Lager ausgezeichnet und wird deshalb bei den Melanconiaceen untergebracht, während *Septoria* zu den Sphaeropsideen gerechnet wird. Die Konidien stimmen aber völlig mit denen von *Septoria* überein. Ich folgere daraus, daß man hier eine unberechtigte Abgrenzung aufgerichtet hat, daß *Phleospora*, wenigstens die vorliegende Art, trotz des abweichenden Baues der Lager, von *Septoria* nicht getrennt werden darf.



1



2

Abb. 9. *Mycosphaerella Hippocastani.*
1. Konidienform *Septoria aesculicola*, junges, durch Infektion mit Askosporen hervorgerufenes Lager ($^{346}/_{1}$). 2. Perithecium ($^{580}/_{1}$).

Dieser Schluß erfährt eine weitere Bestätigung durch einige Beobachtungen über die Entstehung der Konidienlager, die noch weiter fortgesetzt zu werden verdienen. In den Reinkulturen entstehen die Konidien in der Regel zuerst an freien Hyphen, also in einem Hyphomycetenstadium; später scheinen sie von dem Gehäuse nach und nach umwachsen zu werden. So fand es POTEBNIA (44) auch an Lagern von *Septoria Populi* Desm., die ich auf Blättern von *Populus italica* aus *Mycosphaerella Populi* gezogen hatte, und nach einer Schnittserie junger Lager von *Septoria aesculicola* möchte ich glauben, daß es hier ähnlich sein kann (Abb. 9, 1; vgl. auch Abb. 15, 1).

Nach den vorliegenden Ergebnissen, denen sich die kürzlich mitgeteilten Beobachtungen von HIGGINS (45) über eine *Mycosphaerella* auf *Prunus pennsilvanica* gut anschließen, scheint der Zusammenhang von *Mycosphaerella*-Arten mit *Septoria*-artigen Pilzen ein sich oft wiederholendes Verhältnis zu sein. Trotzdem muß die Frage gestellt werden, ob derselbe eine allgemeine Regel bildet, da abweichende Angaben in der Literatur vorliegen.

Ich greife nur einige Beispiele heraus, die auf Vollständigkeit keinen Anspruch machen.

Auf Grund der Beobachtungen von TULASNE (46) wird gewöhnlich angenommmen, daß der bekannte Blattfleckenpilz der Erdbeeren, jetzt *Ramularia Tulasnei* Sacc. genannt, mit einer *Mycosphaerella* in Zusammenhang steht. Beweise liegen aber, soweit ich weiß, nicht vor, und sicher ist die *Mycosphaerella* keine regelmäßige Erscheinung, da ich oft vergebens danach gesucht habe, während ich andererseits feststellen kann, daß auf den überwinterten Blättern im Frühjahr Konidien gebildet werden, mit denen junge Erdbeerblätter leicht infiziert werden können. Auch BREFELD (47) glaubt auf Grund einiger Reinkulturergebnisse an *Mycosphaerella maculiformis* und anderen Arten, die aber von meinen Erfahrungen über die mit *M. maculiformis* verwandte *M. Hippocastani* erheblich abweichen, *Ramularia* als zu *Mycosphaerella* gehörig betrachten zu dürfen. Ferner hat ADERHOLD (48) eine *Cercospora*, *C. cerasella* Sacc., auf Kirschenblättern lebend, mit einer *Mycosphaerella* in Zusammenhang gebracht. In JAAPS Exsikkatenwerk (49) sind mehrere *Mycosphaerella*-Arten ausgegeben worden, die regelmäßig auf *Ramularia*- oder auf *Cercospora*-Arten folgen sollen.

Diese Verhältnisse bedürfen der Klärung auch unter der Voraussetzung, daß die zugrunde liegenden Beobachtungen alle richtig

sind. Entweder muß die Gattung *Mycosphaerella* nach den verschiedenen Konidienformen aufgeteilt werden, oder die Unterschiede zwischen den letzteren sind hinfällig. — Daß das Vorhandensein eines Gehäuses um die Konidienlager kein wesentliches Moment ist, haben auch meine eigenen Kulturen mehrfach gezeigt, und in den Konidien selbst stimmen *Ramularia* und *Cercospora* mit *Septoria* wenigstens bis zu einem gewissen Grade überein.

Wenn dagegen ganz anderartige Konidienformen, wie *Cladosporium herbarum* Link und ähnliche nach JANCZEWSKI oder *Fusicladium* nach VOLKART mit *Mycosphaerella* in Verbindung gebracht werden, so wird man berechtigt sein, gegen die Richtigkeit der Beobachtungen oder der Schlußfolgerungen einige Zweifel zu äußern (50).

Daß es *Mycosphaerella*-Arten gibt, die überhaupt keine Konidien bilden, wie anscheinend eine *Mycosphaerella* auf *Polypodium vulgare*, und daß umgekehrt *Septoria*-Arten vorkommen, die nicht zur Perithecienbildung fortschreiten, wie *Septoria Apii* (Br. et Cav.) Rostr. und *S. Lycopersici* Speg., die ich im phytopathologischen Interesse wiederholt untersuchte, wird weniger auffallen. Für derartiges Verhalten finden sich bei den gut bekannten Uredineen zahlreiche Analogien.

An die Gattung *Mycosphaerella* dürfte sich die Gattung *Sphaerulina* anschließen. JAAP hat in seinen Exsikkaten *Sph. Rehmiana* als neue Art herausgegeben und *Septoria Rosae* Desm., die nach v. HÖHNEL eine *Phleospora* ist, damit in Verbindung gebracht (51). Es gelang mir, durch Infektion mittels Askosporen die charakteristischen Blattflecken und Konidienlager auf Centifolien hervorzurufen und auch in Reinkultur Konidien aus Askosporen zu erziehen. Demgegenüber muß eine Beobachtung von BREFELD (52) auffallen, die er als eine besonders wichtige Errungenschaft hervorhebt, daß es ihm gelungen sei, aus *Sphaerulina intermixta* (Berk. et Br.) Sacc., die gleichfalls auf Rosen, und zwar auf dürren Zweigen lebt, eine Konidienform zu erziehen, die völlig dem *Dematium pullulans* de Bary entspricht. Es wäre wohl nötig zu untersuchen, wie weit in derartigen Fällen Einflüsse ungeeigneter Nährboden eine Rolle spielen können.

Eine zweite Gruppe von Sphaeriaceen, deren Entwicklung ich festgestellt habe, gehört in die Gattungen *Gnomonia* und *Gnomoniella*. Beide Gattungen bilden die Mündung des Peritheciums zu einem ziemlich langen Schnabel aus, und am Ende der Asci findet sich ein

Porus, der von einem auffälligen, im optischen Schnitt wie zwei Körnchen erscheinenden Ringe umgeben ist. *Gnomonia* umfaßt die Arten mit zweizelligen Sporen, *Gnomoniella* die mit einzelligen. Diese Unterscheidung scheint mir ziemlich künstlich zu sein; beide Gattungen gehören eng zusammen.

Ein Teil der Arten infiziert mittels seiner Askosporen die Blätter der Nährpflanzen mehr oder weniger leicht und bildet dann Konidienlager auf denselben, die im wesentlichen einen gemeinsamen

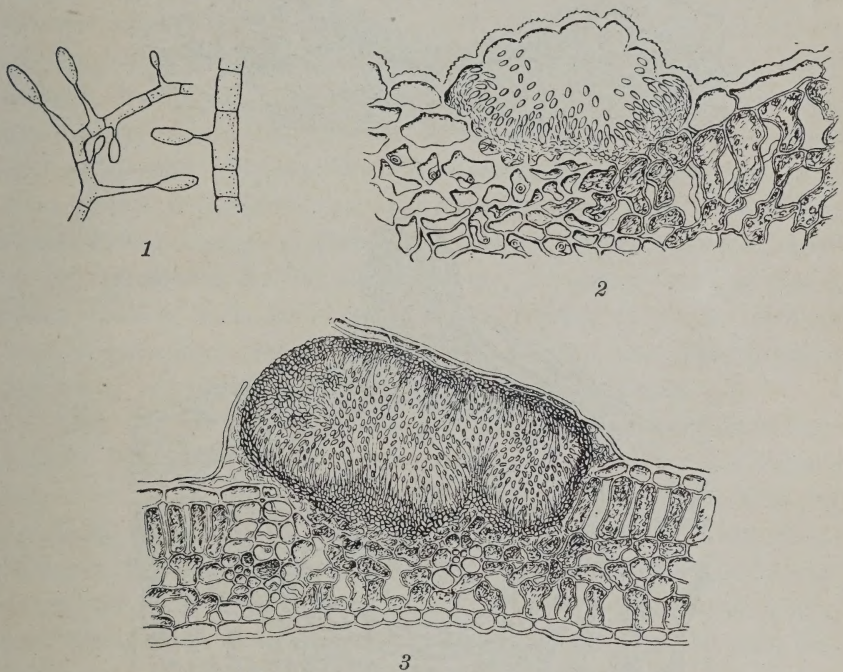
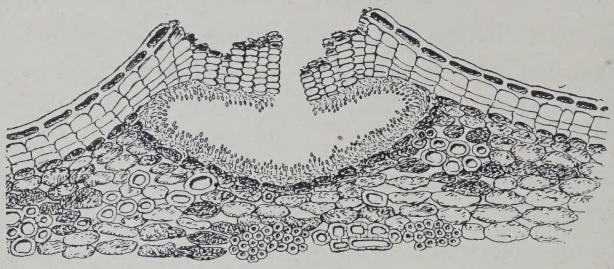


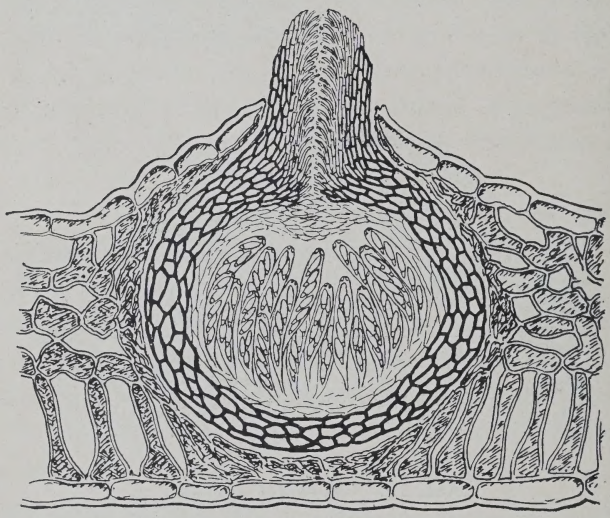
Abb. 10. *Gnomonia Platani.*
1. Konidien an freien Hyphen ($^{800}/_{1}$). 2. *Gloeosporium nervisequum* ($^{260}/_{1}$).
3. *Sporonema Platani* ($^{100}/_{1}$).

Bau haben. Die konidienbildenden Hyphen breiten sich in der Außenmembran der Epidermiszellen zu einer flachen Schicht aus; das junge Konidienlager bleibt zunächst von der blasenförmig emporgehobenen Kutikula bedeckt; ein Gehäuse um das Konidienlager fehlt völlig, selbst in solchen Fällen, wo es durch die Abscheidung eines dunklen Pigments vorgetäuscht wird. Die Epidermiszellen bleiben mehr oder weniger erhalten. Man hat diese Konidienlager auf vier verschiedene Gattungen verteilt, auf *Gloeosporium*, *Marssonina* und *Asteroma*, die

zu den Melanconiaceen gehören, und auf *Leptothyrium*, das zu den Leptostromaceen gestellt wird. Ein gemeinsamer Name läßt sich nicht angeben. Sie gruppieren sich um *Gloeosporium*; diese Formgattung enthält aber zu verschiedenartige Elemente, um als Typus aufgestellt werden zu können, wie noch gezeigt werden wird.



4



5

Abb. 11. *Gnomonia Platani* (Fortsetzung).
4. *Discula Platani* ($^{85}/_{1}$). 5. Perithecium ($^{250}/_{1}$).

Die verwickeltsten Verhältnisse zeigt *Gnomonia Veneta* (Sacc. et Speg.) Kleb., der Pilz der Platanenkrankheit, der leider einen anderen Namen erhalten muß (53) und daher jetzt *Gnomonia Platani* heißen mag (Abb. 10 u. 11). Durch Infektion der Blätter mittels der Askosporen, die nicht immer leicht gelingt, entstehen die charakteristischen Blattflecken, auf denen sich wesentlich längs der Rippen Konidienlager bilden, die man als *Gloeosporium nervisequum* (Fuckel) Saccardo be-

schrieben hat. Wenn die infizierten Blätter längere Zeit feucht liegen, brechen aus der Blattfläche Lager hervor, die unter der Epidermis gebildet werden und dem *Gloeosporium Platani* (Mont.) Oud. entsprechen. Neben diesen Fruchtformen, die den Charakter der Melanconiaceen haben, bildet der Pilz noch zwei weitere Arten von Konidienfrüchten, die durch das Vorhandensein ringsum geschlossener Gehäuse, die sich später öffnen, ausgezeichnet sind und deren verschiedene Namen sich unter den Excipulaceen, unter den Sphaerioideen und unter den Melanconiaceen finden. Die eine entsteht als Fruktifikation des in die Zweige eingedrungenen Mycels und ist als *Discula Platani* (Peck) Sacc. und als *Myxosporium valsoideum* (Sacc.) All. beschrieben worden. Die andere entsteht auf den überwinternden Blättern und entspricht sowohl dem *Sporonema Platani* Bäumler wie dem *Fusicoccum veronense* C. Massalongo. Alle diese Konidienfruktifikationen enthalten dieselben ovalen einzelligen Konidien und ergeben in Reinkultur dasselbe charakteristische Mycel wie die Askosporen der *Gnomonia Platani*. Da dieses Mycel in seinen ersten Stadien auch Konidien an freien Hyphen bildet, so sind im Entwicklungsgange von *Gnomonia Platani* fast alle Hauptgruppen der *Fungi imperfecti* durch eine Konidienform vertreten (54).

Bei den übrigen *Gnomonia*-Arten habe ich bisher ebenso verwickelte Verhältnisse nicht gefunden. Morphologisch der *Gn. Platani* fast völlig gleich, auch im Aussehen der Reinkulturen, ist eine auf der Eiche lebende Art, die ich *Gn. quercina* nennen will. Die Konidienlager, die man durch Infektion junger Eichenblätter mittels der Askosporen leicht erhält, entsprechen genau der Originalbeschreibung des *Gloeosporium quercinum* Westendorp (55), das später noch einmal unter dem Namen *Gl. umbrinellum* Berk. et Br. beschrieben worden ist (Abb. 12).

Einen abweichenden Typus bildet *Gnomonia padicola* (Libert) Kleb. Die Askosporen sind langfadenförmig und zweizellig. Die Konidienform, die als *Asteroma Padi* DC. bezeichnet wird, entsteht leicht durch Infektion junger Blätter. Sie ähnelt im Bau der Konidienlager sehr dem Platanenpilz, sehr eigenartig ist aber die fächerförmige, an *Coleochaete* erinnernde Ausbreitung eines Teils des Mycels unter der Kutikula der Blattoberseite, die einen Charakter der Formgattung *Asteroma* ausmacht (56).

Der Zusammenhang einer vierten *Gnomonia*, der *Gn. leptostyla* (Fries) Ces. et de Not. auf Walnußblättern, mit *Marssonina Juglandis*

(Lib.) Magn. findet sich als Vermutung bereits bei den älteren Autoren. Auch hier gelingt der Nachweis leicht durch Infektion der Walnußblätter mittels der Askosporen, sowie durch die Übereinstimmung der sporogenen und der konidiogenen Reinkulturen. Zu

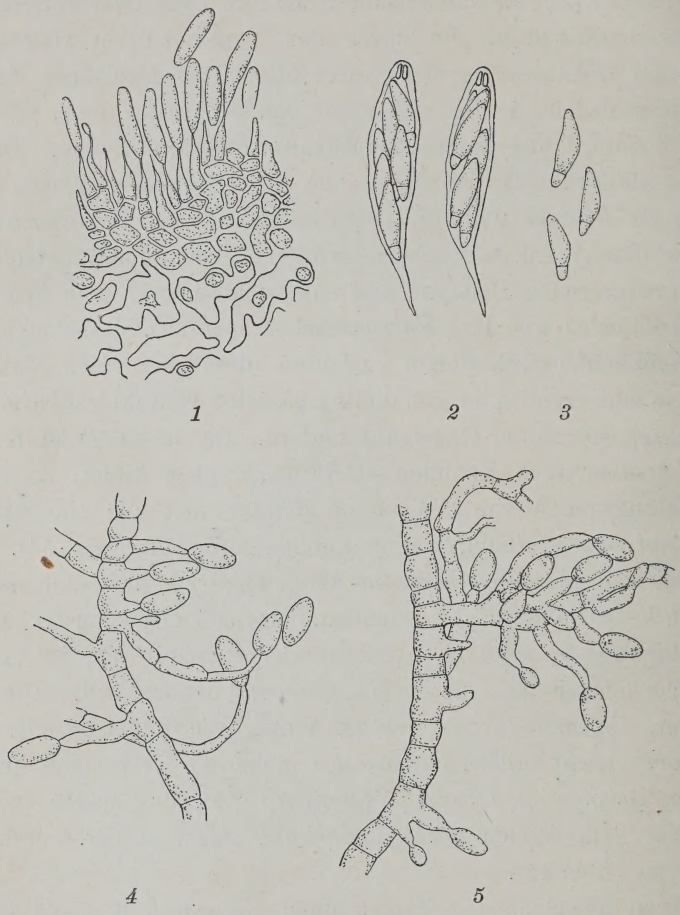


Abb. 12. *Gnomonia quercina.*

1. Teil eines Konidienlagers *(Gloeosporium quercinum)* ($^{894}/_{1}$). 2. Asci ($^{689}/_{1}$). 3. Askosporen ($^{689}/_{1}$). 4. Konidienbildung in konidiogener Reinkultur ($^{689}/_{1}$). 5. Konidienbildung in sporogener Reinkultur ($^{689}/_{1}$).

bemerken ist, daß die Konidien sich durch ihre Zweizelligkeit von denen der vorher erwähnten Arten unterscheiden (57).

Endlich habe ich *Gnomoniella tubiformis* (Tode) Sacc. untersucht, einen Pilz, der auf überwinterten Erlenblättern vorkommt, gewissermaßen eine *Gnomonia* mit einzelligen Sporen. Die als schwarze

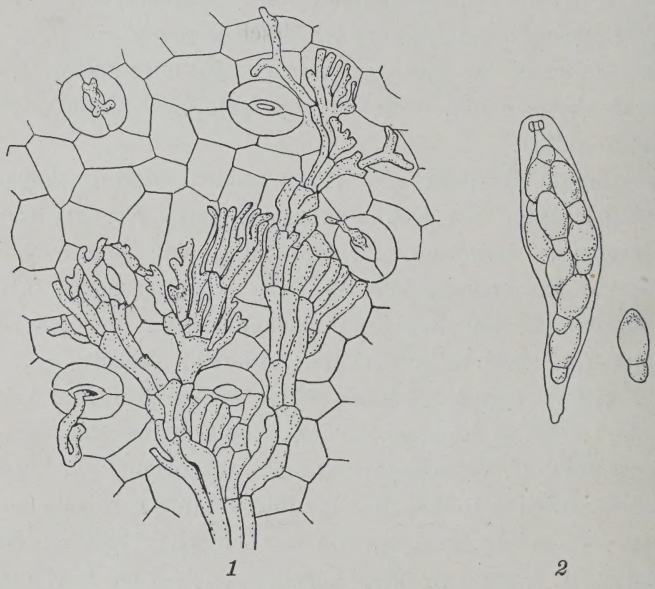
Punkte erscheinenden Konidienlager, *Leptothyrium alneum* (Lév.) Sacc., die leicht durch Infektion mittels der Askosporen hervorzurufen sind, treten auf Blattflecken auf, die gelblich verfärbt, aber nicht, wie bei den anderen erwähnten Pilzen, gebräunt und abgetötet sind. Der Pilz steht also anscheinend zu seinem Wirte in einem Verhältnisse engerer Anpassung und scheint ein strengerer Parasit zu sein als die vorher erwähnten *Gnomonia*-Arten. Damit steht es vielleicht in Zusammenhang, daß es nicht gelingen wollte, ihn in Reinkultur zu ziehen. Die Sporen keimten zwar, und es bildeten sich kurze Keimschläuche, aber dann hörte die Weiterentwicklung unter allerhand abnormen Erscheinungen auf (58).

Anzuschließen ist die von Wolf (59) untersuchte *Gnomonia Caryae* auf *Carya ovata*. Sie ist *Gn. leptostyla* ähnlich, hat aber einzellige Konidien.

Es scheint mir außer Frage zu stehen, daß Zusammenhänge von *Gnomonia*-Arten mit Konidienformen, deren Fruchtkörper denen von *Gloeosporium nervisequum* entsprechen, eine sich noch häufiger wiederholende Erscheinung sein werden. Aber es würde falsch sein, daraus eine allgemeine Regel zu machen. Sehr abweichend dürfte sich *Gnomonia erythrostoma* (Pers.) Auersw. verhalten; hier entstehen in krugförmigen Gehäusen fadenförmige Konidien oder Spermatien, die nicht zu keimen scheinen, und denen Frank, der den Pilz untersucht hat, sexuelle Funktionen zuschrieb (60). Eigene Erfahrungen kann ich mitteilen über die interessante nordische und alpine Art *Gnomonia alniella* Karsten, von der ich wiederholt aus Schweden durch Herrn J. Vleugel und kürzlich auch vom Herrn Kollegen Neger Material erhielt. Es ist derselbe Pilz, den Neger (61) *Gnomoniella albo-maculans* genannt hat (Abb. 13). Ich konnte feststellen, daß die Blätter der Nährpflanze durch die Askosporen leicht infiziert werden; auf den braunen Blattflecken verbreitet sich dann ein subkutikulares Mycel, das lebhaft an das bereits erwähnte des *Asteroma Padi* erinnert, aber schneeweiß ist. Konidienlager entstehen nicht; sehr bald aber findet man die Anlagen neuer Perithecien. Reinkulturen zu erhalten, gelang bisher nicht.

Zwei weitere Arten, die keine Konidien bilden, sind *Gnomonia gnomon* (Tode) Schroeter auf *Corylus Avellana* und *Gnomoniella Rosae* (Fuck.) Sacc. auf Rosen. Beide Pilze bildeten in Reinkultur alsbald Perithecien mit langem Schnabel. Durch Infektion mittels *Gnomonia gnomon* entstanden gebräunte Ränder an den *Corylus*-

Blättern, und darin ließen sich später, ohne daß zuvor Konidien gebildet wurden, die ersten Anlagen der Perithecien nachweisen. *Gn. Rosae* verhält sich vielleicht ähnlich. Einige andere Gnomonien, die ich auf Linde, Eiche und Erdbeeren vorfand, sind anscheinend nur Schwächeparasiten oder Saprophyten; es hat mir noch an Zeit und Gelegenheit gefehlt, sie genauer zu untersuchen. Die bisherigen Erfahrungen lassen sich aber dahin zusammenfassen, daß auch in der Gattung *Gnomonia* die Entwicklungsverhältnisse mannigfaltig sind und nur durch Einzelforschung geklärt werden können.



1 2

Abb. 13. *Gnomonia alniella.*
1. Oberflächliche Mycelausbreitung ($^{436}/_{1}$). 2. Askus und Spore ($^{894}/_{1}$).

Für einen dritten Typus von Zusammenhängen sind *Pseudopeziza Ribis* und *Gloeosporium Ribis*, die ich bereits zur Erläuterung des Arbeitsverfahrens besprochen habe, ein Beispiel (Abb. 6 u. 7). In diesem Falle ist die Askosporenform ein kleiner Discomycet aus der Gruppe der Pyrenopezizeen. Die Konidienform ist zwar als ein *Gloeosporium* beschrieben, muß aber ihrem inneren Wesen nach etwas ganz anderes sein als die zu *Gnomonia* gehörenden *Gloeosporium*-Formen (62). Hier mag noch die neue Beobachtung Platz finden, daß die bereits oben erwähnten, auf den überwinterten Blättern gleichzeitig mit den Apothecien vorkommenden Konidienlager von einem Gehäuse umgebene *Excipula*-artige Pykniden sind (Abb. 7, 1).

Ich bin jetzt in der Lage, dem Typus dieser *Pseudopeziza* noch einen weiteren, besonders interessanten Fall anzureihen. Es handelt sich um die Feststellung der Askosporenform des *Entomosporium maculatum* Léveillé, eines Pilzes, der auf Birnen, Mispeln und einigen anderen Pomaceen eine Blattkrankheit hervorruft, und der durch seine sonderbaren vierzelligen Konidien eine sehr isolierte Stellung einnimmt, während allerdings der Bau der Konidienlager dem der *Gnomonia*-Gloeosporien entspricht. Die Askosporenfrucht ist *Pseudopeziza Ribis* sehr ähnlich, unterscheidet sich aber durch zweizellige Sporen. Sorauer, dem wir eine eingehende Untersuchung des *Entomosporium maculatum*, das auch als *Morthiera Mespili* (DC.) Fuckel bezeichnet wird, verdanken (63), hat bereits eine Askosporenfrucht unter dem Namen *Stigmatea Mespili* beschrieben. Vielleicht sind es unentfaltete Zustände der Apothecien gewesen, die Sorauer für Pyrenomycetenfrüchte gehalten hat. Ich schlage deshalb vor, den sonst der Gattung *Fabraea* entsprechenden Pilz, der aber m. E. wegen der eigenartigen Konidien eine besondere Gattung bilden muß, *Entomopeziza Soraueri* zu nennen (Abb. 14).

Bemerkenswert ist es, daß auch dieser Pilz auf den überwinterten Blättern außer den Apothecien *Excipula*-artige Pykniden bildet, in denen aber dieselben vierzelligen Konidien entstehen, wie in den *Gloeosporium*-artigen Lagern auf den lebenden Blättern (Abb. 14, 2).

Ein weiterer, der *Pseudopeziza Ribis* ähnlicher Discomycet steht mit einer auf *Populus alba* lebenden *Marssonina* in Zusammenhang. Er entwickelte sich auf Blättern, die ich Herrn Dr. Laubert verdanke, aber in so spärlicher Menge, daß ich nur wenige Blätter impfen konnte. Nach langem Warten entstanden jetzt Konidienlager mit den charakteristischen zweizelligen Konidien. Reinkulturen herzustellen gelang noch nicht.

Die erwähnten Ergebnisse über die Konidienformen von *Gnomonia* und die Pyrenopezizeen nötigen zu einigen Betrachtungen über die Fungi imperfecti, die dem Typus von *Gloeosporium* angehören. Als Erreger wichtiger Pflanzenkrankheiten, die in der außerdeutschen Literatur gewöhnlich als Anthraknosen bezeichnet werden, spielen sie eine wichtige Rolle in der Phytopathologie. Die vorliegenden Erfahrungen zeigen, daß es sich um Konidienformen sehr verschiedenartiger Askomyceten handelt, und daß es bisher nicht möglich ist, aus den morphologischen Verhältnissen des Fungus imperfectus auf die zugehörige Askosporenform zu schließen. Die Zellenzahl der Konidien

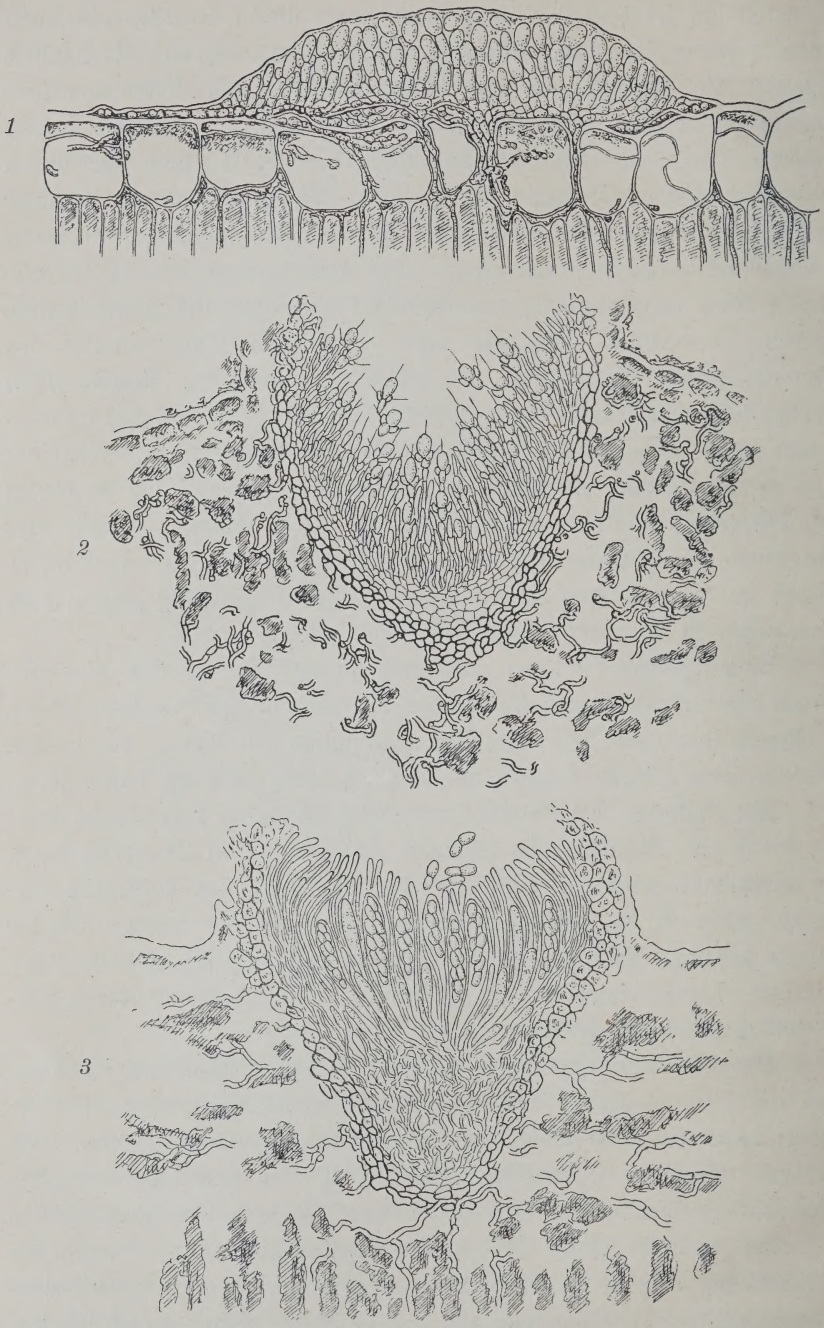


Abb. 14. *Entomopeziza Soraueri.*
1. Sommer-Konidienlager, *Entomosporium maculatum*, auf *Pirus communis* ($^{346}/_{1}$).
2. Winter-Konidienlager auf dem überwinterten Blatt ($^{267}/_{1}$). 3. Apothecium ($^{267}/_{1}$).

entscheidet nichts, wie die Zugehörigkeit sowohl einzelliger wie zweizelliger Konidien zu *Gnomonia* zeigt. Die Ausbildung der Konidienlager unter der Kutikula, die ich anfangs für ein Kennzeichen der zu *Gnomonia* gehörenden Formen hielt, findet sich auch bei *Entomosporium*, während das diesem durch seine Askosporenbildung sehr nahe stehende *Gloeosporium Ribis* sie unter der Epidermis bildet. Auf Grund der strahlenförmigen Ausbreitung des Mycels in der Epidermis möchte man die als *Asteroma* und *Actinonema* bezeichneten Formen als nahe verwandt halten, aber während *Asteroma Padi* zu einer typischen *Gnomonia* gehört, soll *Actinonema Rosae* (Lib.) Fr. nach Wolf (64) die Konidienform einer Microthyriacee, *Diplocarpon Rosae*, sein, die, soweit ersichtlich, zu *Gnomonia* keinerlei Beziehungen hat.

Noch einen anderen Typus repräsentieren die bald als *Gloeosporium* bald als *Colletotrichum* bezeichneten Formen, deren Perithecien zuerst von B. Stoneman als *Gnomoniopsis* beschrieben und später von Shear und Wood in der Gattung *Glomerella* vereinigt worden sind (65). Nähere Beziehungen zu *Gnomonia* scheinen nach den Angaben Krügers, der kürzlich Untersuchungen über einige dieser Pilze veröffentlicht hat, nicht vorhanden zu sein (66). Die von Koorders beschriebene *Neozimmermannia Elasticae* hat *Gnomonia*-ähnliche Asci, aber abweichende Sporen (67).

Da mehrere dieser Pilze bei der Keimung der Konidien die wiederholt beschriebenen braunen Appressorien (Chlamydoappressorien, Koorders) bilden, die ich selbst bei *Gloeosporium Darlingtoniae* Kleb. (68) und bei *Gl. lagenarium* (Pass.) Sacc. gesehen habe, so möchte ich die Frage stellen, ob und wieweit es sich hier um eine natürliche Gruppe handelt, die einerseits durch diese Appressorien, andererseits durch die Zugehörigkeit zu *Glomerella* oder ähnlichen Perithecien charakterisiert ist.

Es würde mich zu weit führen, auf die übrigen aus der Literatur zu entnehmenden Zusammenhänge zwischen Askosporenfrüchten und Konidienformen einzugehen und nach dieser Richtung Vollständigkeit anzustreben. Eine andere allgemeinere Frage, die mit den vorliegenden Problemen in Zusammenhang steht, mag aber noch kurz berührt werden; sie betrifft das Vorkommen von zweierlei Konidien bei demselben Pilze. Bei *Gnomonia Platani*, *Pseudopeziza Ribis* und *Entomopeziza Soraueri* fand ich verschiedenartige Konidienfrüchte, aber gleichartige Konidien in denselben. In anderen Fällen kommen

aber sicher zweierlei Konidien vor. Schon BREFELD (69) gibt einige Beispiele an. Ich fand große zweizellige Konidien, die der *Marssonina Juglandis* entsprechen, und daneben kleine einzellige, die als *Leptothyrium Juglandis* Rabenh. oder als *Cryptosporium nigrum* Bon. beschrieben sind, nebeneinander in denselben Konidienlagern der *Gnomonia leptostyla* (70), und bei *Mycosphaerella Hippocastani* fand ich *Septoria*-Pykniden, die ganz mit bakterienartigen Stäbchen erfüllt waren oder diese neben den gewöhnlichen *Septoria*-Konidien enthielten (Abb. 15, 1). Im letzteren Falle konnte ich mikroskopisch das Hervorgehen der Stäbchen aus der Pyknidenwand und durch Kultur ihr Entstehen aus Konidien nachweisen (Abb. 15, 2 u. 3). Der umgekehrte Weg, durch Ausgehen von den Mikrokonidien Infektionen hervorzurufen oder in Reinkultur die übrigen Sporenformen zu erziehen, scheint im allgemeinen nicht gangbar zu sein, weil den Mikrokonidien anscheinend oft die Keimfähigkeit fehlt.

Daß die sonderbaren Angaben von VIALA und PACOTTET, nach denen bei der Reinkultur von *Gnomonia Platani* und anderen Gloeosporien Hefepilze entstehen sollen, bereits von GUILLIERMOND zurückgewiesen worden sind, sei hier nur kurz erwähnt (71).

Ein letzter Gegenstand, auf den ich noch eingehen möchte, ist das Auftreten der Keimfähigkeit bei den Teleutosporen und die Entstehung und Reifung der Askosporenfrüchte. Ich habe diese Vorgänge bisher gewöhnlich den natürlichen Faktoren überlassen. Man sammelt Pflanzenteile, welche Teleutosporen oder den Fungus imperfectus tragen, im Herbst ein und überwintert sie im Freien, in geeigneter Weise geschützt, aber doch allen Einflüssen der Witterung ausgesetzt. Dann sind im Frühjahr die Teleutosporen in der Regel keimfähig, und aus den Konidienformen haben sich, wenigstens in den Fällen, wo diese Entwicklung regelmäßig von statten geht, Askosporenfrüchte oder deren Anlagen gebildet. Während die Teleutosporen dann nach genügendem Durchfeuchten meist ohne Schwierigkeiten keimen, erfordern die Askosporenfrüchte, namentlich die Discomyceten, besondere Aufmerksamkeit, wenn man sie im geeigneten Zeitpunkt ausgereift haben oder im gereiften Zustande eine Zeitlang erhalten will.

Über die Faktoren, die während dieses winterlichen Ausreifens eine Rolle spielen, habe ich vor kurzem einige Mitteilungen gemacht (72). Es war mir gelungen, Teleutosporen von *Puccinia graminis* und *Puccinia Phragmitis* durch abwechselndes Durchtränken mit

Wasser und Trocknenlassen auch im Zimmer keimfähig zu machen, und zwar zu einem erheblich früheren Zeitpunkt, als der ist, an dem die Keimfähigkeit im Freien eintritt. Auf dieselbe Weise habe ich im letzten Winter *Melampsora Ribesii-Viminalis* Kleb. und *M. Amygdalinae* Kleb. bereits im Januar zum Keimen gebracht. Auch Peri-

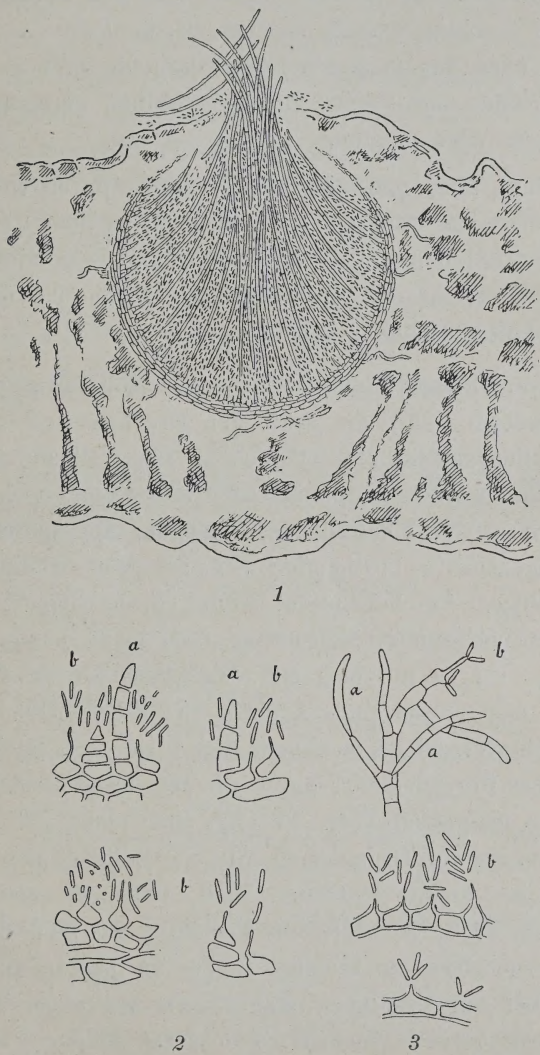


Abb. 15. Mikrokonidienbildung bei *Mycosphaerella Hippocastani.*

1. *Septoria*-Lager mit Mikrokonidien und einzelnen *Septoria*-Konidien ($^{346}/_{1}$). 2. Teile des Hymeniums der Pyknidenwand, teils *Septoria*-Konidien (a), teils Mikrokonidien (b) bildend ($^{1360}/_{1}$). 3. Hyphenstücke aus einer Reinkultur, teils *Septoria*-Konidien (a), teils Mikrokonidien (b) hervorbringend ($^{1360}/_{1}$).

thecien von Askomyceten gelangen auf diese Weise zur Reife; auf Erlenblättern erhielt ich reife Perithecien von *Gnomonia tubiformis* (Tode) Sacc. und *Gn. alniella* Karsten, auf Roßkastanienblättern solche von *Mycosphaerella Hippocastani* Jaap. Die beiden Gnomonien waren zu weiteren Versuchen nicht geeignet, weil sich zuviel fremdes Pilzmycel um die Perithecien gebildet hatte. Aus den Sporen der *Mycosphaerella* auf *Aesculus* gelang es aber, Reinkulturen heranzuziehen. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß ein ähnliches Verfahren in gewissen Fällen mit Vorteil für das Studium derartiger Askomyceten verwendet werden kann.

Es gelingt aber nicht bei allen Pilzen, durch Überwinterung Askosporenfrüchte zu erhalten, auch nicht in solchen Fällen, wo die nächsten Verwandten dieselben ohne Schwierigkeiten bilden. Ebenso gibt es umgekehrt Askosporenformen, die weder bei der Infektion noch in Reinkultur Konidien bilden.

Es würde vielleicht eine Aufgabe der Reinkultur oder anderer Behandlungsweisen sein, die fehlenden Fruchtformen zu erziehen. In einigen Fällen scheint dies möglich zu sein. Ob die Aufgabe aber allgemein gelöst werden kann, läßt sich einstweilen nicht übersehen. Shear und Wood (73) halten das Vermögen, Askosporen zu bilden, für eine Eigenschaft bestimmter Stämme aus Konidien hervorgegangener Pilze. Sie behaupten, wenn ein bestimmter Stamm auf dem von ihnen verwandten Nährboden „Corn meal“ keine Askosporenfrüchte bilde, sei es nutzlos, mit demselben weitere Versuche zu machen, und man müsse einen anderen Stamm nehmen. Klebs hat bekanntlich bei verschiedenen Algen und Pilzen die Beeinflußbarkeit der Formen der Fortpflanzung durch die chemische Zusammensetzung der Nährböden festgestellt (74). Es folgt aber nicht, daß das, was in einzelnen Gruppen von Organismen gilt, in ähnlicher oder veränderter Weise auch für andere zutreffen muß, daß sich also jeder Pilz zwingen lassen muß, je nach den Verhältnissen bald die eine bald die andere Fruchtform zu bilden. In der am besten durchforschten Pilzgruppe, bei den Uredineen, kennt man zahlreiche Formen, die sicher nur Teleutosporen, niemals Uredosporen bilden, und umgekehrt andere, die anscheinend niemals zur Teleutosporenbildung kommen. Es ist daher vielleicht eine falsche Meinung, anzunehmen, daß jeder Askomycet auch Konidien bilden, und noch mehr, daß zu jeder Konidienform auch eine höhere Fruchtform vorhanden sein müsse.

Wie dem auch sei, die Mannigfaltigkeit der Verhältnisse ist, wie die bisherigen Erfahrungen zeigen, so groß, daß es nicht möglich ist, die wenigen bisher sicher bekannten Fälle zu verallgemeinern, oder die vorliegenden Aufgaben allgemein zu lösen. Nur das sorgfältige Studium zahlreicher Einzelbeispiele kann einen langsamen Fortschritt bringen. Deshalb darf ich wohl mit dem Wunsche schließen, daß auch die reine, nicht durch praktische Aufgaben in ihrer Richtung beeinflußte Mykologie durch Einrichtung angemessen ausgestatteter Forschungsstätten, die zugleich der Einführung in die besondere Kenntnis und Methodik des Faches dienen würden, mehr als bisher Förderung und Ausbreitung finden möchte.

Literatur.

1) v. Gleichen-Russworm, Auserlesene mikroskopische Entdeckungen, 46. Nürnberg 1781.
2) Näheres über Willdenow usw. s. Klebahn, Wirtswechs. Rostpilze, 205 ff. Berlin 1904.
3) Tulasne, Ann. sc. nat. 1847 und 1854.
4) de Barys Schriften (1852—1888) s. Deutsch. Bot. Ges. VI. 1888, 20.
5) Plowright, Monograph of the British Uredineae and Ustilagineae. London 1889. Spätere Schriften s. Klebahn, Wirtsw. R., S. XXIX.
6) Eriksson, Ann. sc. nat. 1901 und 1902.
7) Arthur, Mycologia IV, 1912 und frühere Schriften.
Fraser, Mycologia VI, 1914.
Tranzschel, Trav. mus. bot. Acad. sc. St. Petersburg VII, 1909 und frühere Schriften; Mycol. Centralbl. IV, 1914.
Treboux, Ann. mycologici X, 1912.
8) Haack, Z. f. Forst- u. Jagdwesen 1914. — Herr Dr. Laubert zeigte mir den von ihm infizierten Baum im Garten der Biologischen Reichsanstalt.
9) Dietel, Flora LXXXI, 1895.
10) Eriksson, Beiträge z. Biol. VIII, 1901.
11) Fischer, Entwicklungsgeschichtl. Untersuch. 109 (1898); Centralbl. f. Bakt. 2, XXVIII, 1910, 139; Verh. Schweiz. nat. Ges. Basel 1910.
Tranzschel, l. c.
Dietel, Bot. Centralbl. XXXII, 1887; LXXIX, 1889; Natur u. Schule I, 1902; Centralbl. f. Bakt. 2, XII, 1904.
12) Klebahn, Z. f. Pflanzenkr. XXIV, 1914.
13) Eriksson, Deutsch. Bot. Ges. XII, 1894. Vgl. Klebahn, Wirtsw. R., 129.
14) Vgl. Klebahn, Kryptogamenflora d. Mark Brandenburg Va, 730.
Fischer, Ured. d. Schweiz.
15) Klebahn, l. c. 758.
16) Klebahn, l. c. 790; Jahrb. Hamburg. wiss. Anst. XX, 1902. 3. Beiheft.
17) Magnus, Hedwigia XXXIII, 1894.
18) Klebahn, Jahrb. wiss. Bot. XXXIV, 1900; Jahrb. Hamburg. wiss. Anst. XX, 1902, 3. Beih.; Zusammenstellung: Wirtsw. R. 295.

19) KLEBAHN, Z. f. Pflanzenkr. XV, 1905; XVII, 1907.
20) FISCHER, Mycol. Centralbl. III, 1913, 218.
21) Zusammenstellung s. KLEBAHN, Kryptogamenflora d. Mark Brandenburg Va, 738. Vgl. ferner Z. f. Pflanzenkr. XXIV, 1914.
22) MÜNCH, Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landw. VII, 1909.
23) KLEBAHN, Krankheiten des Flieders. Berlin 1909.
24) KLEBAHN, Mycol. Centralbl. III, 1913.
25) WAKKER, Bot. Centralbl. XXIX, 1887; Archives néerl. XXIII, 1889. KLEBAHN, Jahrb. Hamb. wiss. Anst. XXIV, 1906, 3. Beih.
26) WORONIN u. NAWASCHIN, Z. f. Pflanzenkr. VI, 1896.
27) NEGER, Flora XC, 1902.
STEINER, Centralbl. f. Bakt. 2, XXI, 1908.
MARCHAL, Compt. rend. 1902 u. 1903.
SALMON, Centralbl. f. Bakt. XIV, 1903; Ann. mycologici II, 1904; III, 1905; Ann. of Bot. XIX, 1905; New Phytologist III, 1904; Phil. Transact. London B, Bd. CXCVII.
REED, Trans. Wisconsin Acad. XV, 1907; Bull. Univ. Wisconsin Nr. 150; Science series III, Nr. 8; Bull. Torr. Bot. Club XXXVI, 1909 usw.
STÄGER, Bot. Zeit. 1903; Centralbl. f. Bakt. 2, XIV, 1905; XVII, 1907.
LÜDI, Hedwigia XL, 1901; XLI, 1902.
EBERHARDT, Centralbl. f. Bakt. 2, VII, 1904.
POPTA, Flora LXXXVI, 1899.
GIESENHAGEN, Flora Ergänzungsbd. LXXXI. 1895.
28) LAUBERT, Naturw. Zeitschr. f. Land- u. Forstw. II, 1904.
29) KLEBAHN, Krankheiten des Flieders, 1909.
HIMMELBAUR, Jahrb. Hamburg. Wiss. Anst. XXVIII, 1910. 3. Beiheft.
30) KLEBAHN, Jahrb. Hamb. Wiss. Anst. XXX, 1912. 3. Beiheft.
31) *Claviceps:* TULASNE, Ann. sc. nat. XX, 1853.
KÜHN, Mitteil. landw. Inst. Halle I, 1863.
Polystigma: TULASNE, Sel. fung. carp. II, 76.
Nectria: BREFELD, Unt. X, 164.
Sclerotinia: WORONIN, Mém. Acad. sc. St. Petersburg 1888, 1895.
Aspergillaceen: DE BARY, Beitr. z. Morph. d. Pilze III. Reihe; BREFELD, Schimmelpilze II.
Erysiphaceen: DE BARY, Beitr. z. Morph. III. Reihe.
32) BREFELD, Untersuchungen IV, 1881.
33) BREFELD, Untersuchungen X, 1891, 220.
ADERHOLD, Landwirtsch. Jahrb. XXV, 1896; XXIX, 1900; Hedwigia XXXVI, 1897; Deutsch. Bot. Ges. XX, 1902.
34) BREFELD, Untersuchungen X, 222.
35) KLEBAHN, Jahrb. f. wiss. Bot. XLI, 1905.
36) KLEBAHN, Z. f. Pflanzenkrankh. XVI, 1906.
37) KLEBAHN, Jahrb. f. wiss. Bot. XLI, 1905.
38) KLEBAHN, Z. f. Pflanzenkrankh. XVIII, 1908.
39) FUCKEL, Symb. mycol. 99, Jahrb. d. nassauischen Vereins f. Nat. XXIII, 1869.
40) BREFELD, Untersuchungen X, 215.
41) KLEBAHN, Z. f. Pflanzenkrankh. XVIII, 1908.
42) FRIES, Syst. Mycol. II, 530.
43) KLEBAHN, Jahrb. f. wiss. Bot. XLI, 1905.

44) Potebnia, Ann. mycologici VIII, 1910; Zur Entwickelungsgesch. einiger Ascomyceten, Charkow 1908 (russisch).
45) Higgins, Mycol. Centralbl. IV, 1914.
46) Tulasne, Selecta fungorum carpologia I, 288.
47) Brefeld, Untersuchungen X, 214.
48) Aderhold, Deutsche Bot. Ges. XVIII, 1900.
49) Jaap, Fungi selecti exsiccati Nr. 79, 263, 317, 374, 375. Vgl. hierzu auch Wollenweber, Phytopathology III, 1913.
50) Volkart, Deutsche Bot. Ges. XXI, 1903; Janczewski, Bull. Acad. sc. de Cracovie XXVII, 1894.
51) Jaap, l. c. Nr. 318.
52) Brefeld, Untersuchungen X, 218.
53) Eine *Gnomonia Veneta* ist bereits von Spegazzini, Michelia I, 1879, 457 auf *Ostrya carpinifolia* beschrieben worden.
54) Klebahn, Jahrb. f. wiss. Bot. XLI, 1905.
55) Westendorp, Bull. Acad. sc. Belg. XXI, 2, 1854, S. 133.
56) Klebahn, Z. f. Pflanzenkrankh. XVIII, 1908.
57) Daselbst XVII, 1907.
58) Daselbst XVIII, 1908.
59) Wolf, Ann. mycologici X, 1912.
60) Frank, Landw. Jahrbücher 1887.
61) Neger, Naturw. Zeitschr. f. Land- u. Forstw. X, 1912.
62) Klebahn, Z. f. Pflanzenkrankh. XVI, 1906.
63) Sorauer, Monatsschr. d. Vereins z. Beförd. d. Gartenbaues in den k. preuß. Staaten XXI, 1878.
64) Wolf, Bot. Gaz. LIV, 1912.
65) Stoneman, Bot. Gaz. XXVI, 1898.
Shear u. Wood, Bot. Gaz. XLIII, 1907.
66) Krüger, Arbeiten d. k. Biolog. Anstalt f. Land- u. Forstw. IX, 1913.
67) Koorders, Verh. k. Akad. v. Wetensch. Amsterdam 2, XIII, No. 4 (1907).
68) Klebahn, Mycol. Centralbl. III, 1913.
69) Brefeld, Untersuchungen X, 229.
70) Klebahn, Z. f. Pflanzenkrankh. XVII, 1907.
71) Viala u. Pacottet, Ann. de l'Institut nat. agronomique V, 1906.
Guilliermond, Rev. gén. de Bot. XX, 1908.
72) Klebahn, Z. f. Pflanzenkrankh. XXIV, 1914.
73) Shear u. Wood, Bot. Gaz. XLIII, 1907.
74) Klebs, Die Bedingungen der Fortpflanzung usw. Jena 1896; Jahrb. f. wiss. Bot. XXXV, 1900.

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35

Grundzüge der allgemeinen Phytopathologie

von **Prof. Dr. H. Klebahn.** Mit zahlreichen Textabbildungen. Gebunden 4 Mk. 80 Pfg.

Die wirtswechselnden Rostpilze.

Versuch einer Gesamtdarstellung ihrer biologischen Verhältnisse von **Professor Dr. H. Klebahn.** Mit 8 Tafeln. In Halbfranz geb. 23 Mk.

Krankheiten des Flieders

von **Professor Dr. H. Klebahn.** Mit 45 Textabbildungen. Geheftet 4 Mk. 20 Pfg.

Hilfsbuch für das Sammeln parasitischer Pilze

mit Berücksichtigung der Nährpflanzen Deutschlands, Österreich-Ungarns, Belgiens, der Schweiz und der Niederlande nebst einem Anhang über die Tierparasiten von **Professor Dr. Gustav Lindau,** Kustos am Königlichen Botanischen Museum und Privatdozent der Botanik an der Universität Berlin. Gebunden 1 Mk. 70 Pfg.

Hilfsbuch für das Sammeln der Ascomyceten

mit Berücksichtigung der Nährpflanzen Deutschlands, Österreich-Ungarns, Belgiens, der Schweiz und der Niederlande von **Professor Dr. G. Lindau,** Kustos am Königlichen Botanischen Museum und Privatdozent der Botanik an der Universität Berlin. Gebunden 3 Mk. 40 Pfg.

Hilfsbuch für das Sammeln und Präparieren der niederen Kryptogamen

mit besonderer Berücksichtigung der Verhältnisse in den Tropen von **Professor Dr. Gustav Lindau.** Gebunden 1 Mk. 50 Pfg.

Hilfsbuch für das Sammeln der Zoocecidien

mit Berücksichtigung der Nährpflanzen Europas und des Mittelmeergebietes von **G. Darboux,** Professor der Zoologie an der Universität Lyon, und **C. Houard,** Assistent am Botanischen Institut der Universität Paris. Gebunden 2 Mk.

Ausführliche Verlagsverzeichnisse kostenfrei

Author Klebahn, H.
Title Aufgaben und Ergebnisse biologischer Pilzforschung.
184010
Bot.
Thallóph.
K.

University of Toronto
Library

DO NOT
REMOVE
THE
CARD
FROM
THIS
POCKET

Acme Library Card Pocket
Under Pat. "Ref. Index File"
Made by LIBRARY BUREAU

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35

Grundzüge der allgemeinen Phytopathologie von **Prof. Dr. H. Klebahn.** Mit zahlreichen Textabbildungen. Gebunden 4 Mk. 80 Pfg.

Die wirtswechselnden Rostpilze. Versuch einer Gesamtdarstellung ihrer biologischen Verhältnisse von **Professor Dr. H. Klebahn.** Mit 8 Tafeln. In Halbfranz geb. 23 Mk.

Krankheiten des Flieders von **Professor Dr. H. Klebahn.** Mit 45 Textabbildungen. Geheftet 4 Mk. 20 Pfg.

Hilfsbuch für das Sammeln parasitischer Pilze mit Berücksichtigung der Nährpflanzen Deutschlands, Österreich-Ungarns, Belgiens, der Schweiz und der Niederlande nebst einem Anhang über die Tierparasiten von **Professor Dr. Gustav Lindau,** Kustos am Königlichen Botanischen Museum und Privatdozent der Botanik an der Universität Berlin. Gebunden 1 Mk. 70 Pfg.

Hilfsbuch für das Sammeln der Ascomyceten mit Berücksichtigung der Nährpflanzen Deutschlands, Österreich-Ungarns, Belgiens, der Schweiz und der Niederlande von **Professor Dr. G. Lindau,** Kustos am Königlichen Botanischen Museum und Privatdozent der Botanik an der Universität Berlin. Gebunden 3 Mk. 40 Pfg.

Hilfsbuch für das Sammeln und Präparieren der niederen Kryptogamen mit besonderer Berücksichtigung der Verhältnisse in den Tropen von **Professor Dr. Gustav Lindau.** Gebunden 1 Mk. 50 Pfg.

Hilfsbuch für das Sammeln der Zoocecidien mit Berücksichtigung der Nährpflanzen Europas und des Mittelmeergebietes von **G. Darboux,** Professor der Zoologie an der Universität Lyon, und **C. Houard,** Assistent am Botanischen Institut der Universität Paris. Gebunden 2 Mk.

Ausführliche Verlagsverzeichnisse kostenfrei